SHOUT
SHARE
IT

34
5
590.543
nat. m.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen

SMITHSONIAN LIBRARY

Zweiundsechzigster Band

Mit 34 Tafeln und 48 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1897.

SMITHSONIAN
LIBRARY

590.543
.Z47

Inhalt des zweiundsechzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 29. September 1896.

Seite

Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Von C. Rengel. (Mit Taf. I.) 1

Die Eibildung bei Tubularia. Von Franz J. Th. Doflein. (Mit Taf. II.) 61

Pelagische Polychätenlarven. Zur Kenntnis des Neapler Frühjahr-Auftriebs. Von Valentin Häcker. (Mit Taf. III—V u. 8 Fig. im Text.) . . . 74

Zweites Heft.

Ausgegeben den 24. November 1896.

Beiträge zur Kenntnis des Stieles der Brachiopoden. Von Thorsten Ekman. (Mit Taf. VI—IX u. 6 Fig. im Text.) 169

Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Von Erich Jänichen. (Mit Taf. X—XI u. 7 Fig. im Text.) 250

Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Von H. Rievel. (Mit Taf. XII—XIV u. 1 Fig im Text.) 289

Drittes Heft.

Ausgegeben den 31. December 1896.

Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Von A. Goette. (Mit Taf. XV—XVII u. 10 Fig. im Text.) 343

Zur Embryologie von Salpa runcinata-fusiformis. Von A. Korotneff. (Mit Taf. XVIII u. XIX.) 395

Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. I. Theil. Furchung und Keimblätterbildung. Von Joh. Meisenheimer. (Mit Taf. XX bis XXIII u. 10 Fig. im Text 415

Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Von V. v. Ebner. (Mit Taf. XXIV—XXVI.) 469

Viertes Heft.

Ausgegeben den 11. Mai 1897.

Seite

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Von R. Hesse. (Mit Taf. XXVII—XXVIII u. 3 Fig. im Text.) 527

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Von R. Heymons. (Mit Tafel XXIX—XXX u. 3 Fig. im Text.) 583

Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Von J. Thiele. (Mit Taf. XXXI u. XXXII.) 632

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. III. Die Sehorgane der Hirudineen. Von R. Hesse. (Mit Taf. XXXIII u. XXXIV.) 671

Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose.

Von

C. Rengel.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Mit Tafel I.

Die Untersuchungen über die inneren Vorgänge, welche sich während der Metamorphose der holometabolen Insekten abspielen, sind nur bei den Dipteren zu einem einigermaßen befriedigenden Abschluss geführt worden. Wenn auch einzelne Formen der Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren untersucht worden sind, so stehen diese doch nie im Vordergrunde der Untersuchung, sondern werden von den Autoren nur gelegentlich als Vergleichsobjekte herangezogen.

Weismann war der Erste, welcher das genannte Thema in Angriff nahm. Seine im Jahre 1864 erschienene Abhandlung über Musca vomitoria[1] bildet das solide Fundament aller späteren Forschungen über die innere Metamorphose der Insekten. Er beschränkte sich auf eine Art, weil es ihm, wie er selbst berichtet, weniger darauf ankam, eine Sammlung entwicklungsgeschichtlicher Monographien der einzelnen Organe zu geben, als vielmehr den Überblick über die gesammten morphologischen Vorgänge an ein und derselben Art zu ermöglichen. Weismann hat mehr als einen Überblick gegeben. Er hat die meisten Vorgänge bis in ihre Details verfolgt und beschrieben und, so weit es eben damals möglich war, auch richtig erkannt. In dieser Beschränkung auf eine Art oder auf eine Gruppe nahe verwandter Arten liegt aber eine nicht zu unterschätzende Gefahr.

---

[1] Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. 1864. Bd. XIV.

Nicht alle Vorgänge lassen sich bei ein und derselben Art gleich gut erkennen und gleich sicher verfolgen. Während die Fliegen z. B. für das Studium der Imaginalscheiben des Kopfes und des Thorax geradezu klassische Objekte abgeben, bietet die Untersuchung des Verdauungskanals immerhin Schwierigkeiten, die WEISMANN mit den ihm zu Gebote stehenden, verhältnismäßig noch wenig entwickelten technischen Hilfsmitteln nicht zu überwinden vermochte, und die auch bis heute noch nicht vollständig überwunden sind. Die Technik machte gerade in den letzten Decennien bedeutende Fortschritte. Sie musste auch auf diese Fragen neues Licht werfen. Da zeigte es sich nun, dass bei WEISMANN fast allein die Deutung der histologischen Processe einer Berichtigung bedurfte. Die anatomischen Veränderungen waren von dem Freiburger Zoologen in den wesentlichsten Punkten richtig festgestellt worden.

Die histologischen Umwälzungen, welche der Darm erleidet, sind erst durch die russischen Forscher GANIN und KOWALEVSKY bekannt geworden.

GANIN hat Anthomyia rufipes eingehend untersucht[1] und zu Vergleichsthieren von den Dipteren: Sarcophaga carnaria, Musca domestica, Scatophaga, Eristalis und Stratiomys; von den Lepidopteren: Lithocolletis populifoliella; von den Hymenopteren: Formica und Myrmica und von den Coleopteren: Chrysomela und Tenebrio gewählt. GANIN hat nun auf Grund seiner Beobachtungen an dem Darmkanal der genannten Formen den Satz aufgestellt: Die Umwandlung des Darmes geht bei allen Insekten mit vollkommener Metamorphose eben so wie bei den Musciden vor sich. Er sagt wörtlich[2], nach der Behandlung der Anthomyia rufipes mit ausdrücklicher Bezugnahme auf Formica, Myrmica, Lithocolletis und Tenebrio: »Der von mir angegebene und oben beschriebene Modus der Neubildung der drei Darmabschnitte in der postembryonalen Entwicklungsperiode bei Anthomyia rufipes hat in seinen allgemeinen Zügen auch Geltung für die eben genannten Insekten. Es finden sich wohl einige unwesentliche Sonderheiten, die dieser oder jener Gattung eigen sind, aber der allgemeine Plan der Neubildung bleibt für alle drei derselbe[3].«

---

[1] GANIN, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Insekten. Warschau 1876. — Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte. Warschau 1876.

[2] a. a. O. p. 60, vgl. auch p. 64.

[3] GANIN's Abhandlung ist in russischer Sprache geschrieben; sie blieb mir

Seit GANIN sind nur Dipteren genauer untersucht worden (KOWALEVSKY, VAN REES, LOWNE). Es sind desshalb weder Argumente für noch gegen die von GANIN aufgestellte Verallgemeinerung der bei den Musciden erhaltenen Resultate zu Tage getreten. Aus diesem Grunde ist der genannte Satz allgemein als höchst wahrscheinlich zutreffend hingenommen worden. Die wenigen Bemerkungen FRENZEL's[1] über Apis, bei der er jedoch nur die Abstoßung, nicht die Neubildung des Mitteldarmepithels beobachtet hat, und KOWALEVSKY's[2] über Hyponomeuta konnten als eine Bestätigung angesehen werden. Daher sagt KOWALEVSKY nach der Darstellung der gesammten Verwandlung des Muscidendarmes: »Eine ganz ähnliche Bildung des Mitteldarmes ist wahrscheinlich allen Insekten mit vollständiger Metamorphose eigen[3].« Vorsichtiger drücken sich KORSCHELT und HEIDER aus, wenn sie bemerken: »Die geschilderte Art der Umbildung des Darmkanals (d. h. der Musciden) scheint unter den holometabolen Insekten ungemein verbreitet. Sie wurde nicht nur für Dipteren, sondern auch für Lepidopteren, Coleopteren und Hymenopteren beobachtet[4].«

Nach meinen eigenen Untersuchungen gleicht die Umbildung des Mitteldarmes von Tenebrio molitor jenen von GANIN, KOWALEVSKY und VAN REES geschilderten Vorgängen im Mitteldarm der Musciden keineswegs. Da nun aber GANIN ausdrücklich behauptet, dass die Umbildungen bei Tenebrio ganz so wie bei Anthomyia verlaufen, und sich sonst nicht weiter auf nähere Einzelheiten einlässt, bin ich genöthigt, mich mit unserer Ansicht über die Metamorphose des Muscidendarmes aus einander zu setzen. Ich werde desshalb die Thatsachen aus der Geschichte der Verwandlung des Muscidendarmes, so weit sie für uns von Wichtigkeit sind, kurz anführen und zwar dabei dem historischen Entwicklungsgange dieser Kenntnis folgen, um den großen Antheil, den GANIN daran hat, ins rechte Licht setzen zu können, dessen vorher erwähnte Arbeit, eben weil

---

desshalb im Original unzugänglich. Herr Dr. ROLLER in Potsdam hatte die Güte, einen großen Theil der Arbeit für mich zu übersetzen. Das mitgetheilte Citat, sowie alle folgenden sind dieser Übersetzung entnommen.

[1] FRENZEL. Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

[2] KOWALEVSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

[3] Ebenda p. 565.

[4] KORSCHELT und HEIDER. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1890—1893. p. 874.

sie russisch geschrieben, bisher viel zu wenig gewürdigt worden ist. Daran sollen sich dann meine eigenen Beobachtungen anschließen, die naturgemäß bei der Histologie des normalen Larvendarmes beginnen und beim normalen Käferdarm endigen werden.

I. Historisches.

Die Forscher, welche sich vor Weismann mit der Insektenmetamorphose beschäftigt haben, können wir bei einer Besprechung des Verdauungskanales mit Fug und Recht übergehen. Weismann war der Erste, welcher in diese Terra incognita mit Erfolg eindrang. Er hat an dem Puppendarm eine große Zahl wichtiger Beobachtungen gemacht. Es gelang ihm jedoch nicht überall den natürlichen Zusammenhang der einzelnen aufgefundenen Thatsachen zu ermitteln, so dass das Gesammtbild, welches er von den Umwälzungen im Darm entwarf, nicht frei von Irrthümern ist. Ich werde desshalb nur diejenigen Einzelheiten aus den Beobachtungen Weismann's anführen, die später bestätigt und in ihrer Beziehung zu einander richtig gedeutet worden sind. — Weismann fand bei der Musca vomitoria, dass am zweiten Tage der postembryonalen Entwicklungsperiode ein gelblicher, wurstförmiger Körper im Lumen des Chylusdarmes liegt, dessen Elemente Zellen sind. Diese unregelmäßig zusammengeballte Zellenmasse, die er für die Trümmer des Ösophagus und Proventrikels hielt, scheidet nach ihm bald an der Oberfläche »eine strukturlose Schicht«, »eine Cyste« aus. Die Epithelzellen des Mitteldarmes gehen zu Grunde. Die Bildung des neuen Epithels beginnt, ehe die Larvenmuscularis zerfallen ist. »Ich habe mich vergeblich bemüht«, sagt er, »festzustellen, auf welche Weise.« Kurz nach der Verpuppung besitzt der »Magen« ein scheckiges Aussehen. Bald nachdem das Imagoepithel fertig ist, hebt die Zerstörung der Muscularis an. Gleichzeitig mit dem Zerfall der Muskelfasern treten eigenthümliche Gebilde: die Körnchenkugeln auf.

Zwei Jahre später veröffentlichte Aug. Weismann eine zweite, ähnliche Arbeit über Corethra plumicornis[1], also über einen Vertreter der anderen großen Abtheilung der Dipteren. Er stellte fest, dass die Umwälzungen in der Corethra im Gegensatze zu der Muscidenmetamorphose erstaunlich geringe sind. Nirgends ist eine direkte Umbildung anzutreffen, meinte er von den äußeren und inneren

---

[1] Weismann, Die Metamorphose von Corethra plumicornis. Diese Zeitschr. 1866. Bd. XVI.

Organen, sondern stets nur Veränderungen durch Auswachsen oder Schrumpfen herbeigeführt[1]. Damit wären wir aber der einfachen Häutung außerordentlich nahe gekommen. Vom Verdauungstractus insbesondere glaubte WEISMANN, dass Chylusmagen und darauf folgender Darm unverändert bleiben, dass weder Muskelnetz noch zellige Wandung des Darmes einem histolytischen Processe unterliegen. KOWALEVSKY hat jedoch später die Ablösung und Regeneration des Mitteldarmepithels auch bei Corethra plumicornis konstatiren können.

Nach den Arbeiten WEISMANN's erschienen Untersuchungen von LOWNE über Musca[2], die ich aber trotz größter Bemühungen nicht in die Hand bekommen habe. Derselbe Autor veröffentlicht übrigens gegenwärtig eine Neubearbeitung und Erweiterung dieser Abhandlung, auf welche ich weiter unten noch hinweisen werde.

KUNCKEL D'HERCULAIS zieht in seiner Preisschrift über die Gattung Volucella[3] nur die postembryonale Entwicklung des Integuments und des Muskelsystems in den Bereich seiner Betrachtungen.

Unsere Kenntnis der Vorgänge bei der postembryonalen Entwicklung wurde einen bedeutenden Schritt durch die bereits erwähnten Forschungen GANIN's vorwärts gebracht. Er war der Erste, welcher Schnitte gefärbter Objekte untersuchte, dem also schon ein wesentlicher Theil der modernen Technik zu Gute kam. Sein Hauptverdienst liegt in der Erforschung jener bis dahin noch so dunklen Vorgänge, die sich im Darmtractus abspielen. Da GANIN's Abhandlung in russischer Sprache verfasst, ist so wenig von dem Inhalte bekannt geworden. Eine Mittheilung der Hauptergebnisse finden wir in einem nur wenige Seiten umfassenden Referate von HOYER[4]. VIALLANES' Berichte über GANIN, die sonst recht ausführlich sind, kommen hier nicht in Betracht, da er in seinen Untersuchungen der Dipterenmetamorphose den Darm gänzlich ausschließt[5]. Die werthvollste Quelle, aus der wir die Kenntnis der Entdeckungen GANIN's schöpfen konnten, ohne auf das Original zurückzugreifen, ist Kowalevsky's große Abhandlung über die Verwandlung der Musciden.

---

[1] a. a. O. p. 113.

[2] LOWNE, Anatomy etc. of the Blow-fly. London 1870.

[3] KUNCKEL D'HERCULAIS, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875.

[4] Auszug aus dem Protokoll der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte von Prof. HOYER in dieser Zeitschr. 1877.

[5] VIALLANES, Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonaire de ces animaux. Bibliothèque de l'École des hautes études. Section des sc. nat. Paris 1882. t. XXVI.

Ganin's Ergebnisse betreffs der Umbildung des Darmkanals sind in allen wesentlichen Punkten von Kowalevsky und van Rees bestätigt worden. Es ist daher nothwendig, dass wir bei dieser Arbeit, welche für das Verständnis der Vorgänge im Verdauungstractus grundlegend geworden ist, einen Augenblick verweilen. Es sollen in den folgenden Zeilen nur einige der wichtigsten Sätze aus der ausführlichen Schilderung Ganin's Platz finden und zwar, so weit es die Form eines kurzen Referates zulässt, in wörtlicher Übersetzung:

»Die Resultate, die ich in Betreff der Frage nach der Neubildung des Verdauungskanales gewonnen habe, stimmen für alle von mir untersuchten Objekte überein (nämlich Anthomyia, Musca, Scatophaga, Eristalis, Stratiomys; Formica, Myrmica; Lithocolletis; Chrysomela und Tenebrio) (a. a. O. p. 48). — Wie in der embryonalen Entwicklungsperiode entstehen auch in der postembryonalen Entwicklungsperiode alle drei Darmabschnitte der Imago ganz unabhängig von einander. — Der Verdauungskanal der Imago muss in jeglicher Hinsicht als eine Neubildung angesehen werden. — Die Processe der Zerstörung und Neubildung treten im Allgemeinen frühe auf, noch im Larvenstadium des Insekts, wenn die Larve nur eben zu fressen aufgehört hat, obschon sie sich noch bewegt, um einen passenden Ort zur Verpuppung aufzusuchen. — Bei Beginn der Umwälzungen glättet sich die Falte an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm. — Die Muskulatur unterliegt nebst den Tracheen und Nerven einem völligen Verfall. Die Verfallsprodukte gelangen in die Leibeshöhle, wo sie mit anderen Verfallselementen zusammen aufgesogen werden. Die Epithelschicht des Mitteldarmes löst sich in ihrer ganzen Ausdehnung von der Darmwandung ab und umgiebt sich mit einer besonderen Cyste, in der sie zerfällt und schließlich resorbirt wird. Die Überreste der Epithelschicht werden nebst Cyste von der ausschlüpfenden Imago durch den After ausgestoßen. — Am zweiten Tage nach der Verpuppung sind alle Zerstörungsprocesse beendet; fast der ganze Mitteldarm der Imago ist dann schon angelegt. Er erinnert vollständig an den Mitteldarm des Embryo. Auch er besteht aus zwei embryonalen Schichten, nur dass hier an die Stelle des ernährenden Eidotters das alte in der Cyste eingeschlossene Larvenepithel tritt (a. a. O. p. 49). — Die Neubildung geht so vor sich: Bald nachdem die Larve zu fressen aufgehört hat, also zu einer Zeit, wo alle Theile des Verdauungstractus noch normal sind, beginnen einige, aber im Ganzen nur wenige der großen, Fetttröpfchen und dunkle Körnchen enthaltenden, polygonalen Epithelzellen sich zu verändern. Die dunklen Einlagerungen des Plasmas verschwinden. Die Zellen werden heller, verlieren den Porensaum, runden sich ab und fangen an sich zu theilen. Aus einer großen, hellen Zelle bildet sich neben den dunklen, unveränderten Epithelzellen eine Gruppe kleiner, heller Zellen, welche kaum irgend welche Ähnlichkeit mit den Zellen des alten Epithels haben. Nun erfolgt die Zusammenziehung der Mitteldarmmuskeln. Der Mitteldarm verkürzt sich stark. Die Membrana propria wird dadurch genöthigt, Falten zu bilden. Durch die Verkürzung wird der kompakte Schlauch des alten Epithels abgehoben und liegt dann im Lumen des Darmes; während jene Inseln kleiner, heller Zellen an der Tunica propria verbleiben. Die Zellen des losgelösten alten Epithels bilden den gelben Körper. Die hellen Zellen vermehren sich stark (a. a. O. p. 50). — Einige Stunden, nachdem die Larve ihr erstes Segment eingezogen hat, folgt »das sehr schöne Stadium des reticulären Epithels«. Die Zellinseln haben sich unregelmäßig vergrößert, sie berühren sich hier und da, während zwischen ihnen noch Lücken frei bleiben, wodurch der Eindruck eines Netzes hervorgerufen wird. Gerade zu dieser Zeit pflegt das alte Epithel im Darmlumen die strukturlose Cyste abzusondern. Allmählich schwinden die Maschen des Epithels, und das neue Mitteldarmepithel ist in der Anlage fertig. — Die Zerstörungsprocesse in den äußeren Schichten des Mitteldarmes beginnen unmittelbar nach der Kontraktion der Muskeln (a. a. O. p. 51). — Am Anfang des dritten Tages nach der Verpuppung tritt das neue mesodermale Gewebe als eine Anfangs sehr dünne Schicht auf. — Woher diese Gewebselemente stammen, ließ sich nicht genau feststellen (Ganin nimmt an, dass die Kerne des alten Sarkolemmas den Zerstörungsprocess überdauern) (a. a. O. p. 52). — Am fünften Tage nach der Verpuppung sind schon Muskelstränge vorhanden, welche Kontraktionen ausführen können. — Nun beginnt der Mitteldarm auch wieder in die Länge zu wachsen.«

»Der Vorderdarm der Larve zerfällt vollständig mit allen seinen Anhängen. Das Material zur Bildung des imaginalen Epithels liefert das zerfallene Larvenepithel. Die Produkte des Zerfalles schwimmen frei in einer trüben Flüssigkeit innerhalb des Raumes zwischen den beiden strukturlosen Membranen der Speiseröhre (Intima und Membrana propria). — Betrachten wir die histologische Struktur des Vorderdarmendes (am Schlusse des sogenannten Proventriculus, an der Kardialklappe) genauer, so finden wir bei jeder ausgewachsenen Larve, dass an der Stelle, wo die mittlere Epithelwand dieses Organs in die äußere Wand übergeht, ein schmaler Streifen von nur wenigen Zellreihen bemerkbar ist, welcher aus ganz besonderem Epithelgewebe besteht, das sich scharf von dem Epithel der mittleren und äußeren Wand des Proventriculus unterscheidet. Der schmale Gewebsstreifen besteht aus sehr kleinen, runden, ganz durchsichtigen Zellen, welche alle Eigenschaften des jungen, embryonalen Gewebes besitzen (p. 53). Die weitere Entwicklungsgeschichte bringt uns in der That zu der Überzeugung, dass aus dieser kleinen Gruppe von Zellen in Folge ihrer stetig fortgesetzten Vermehrung das Epithelgewebe des ganzen Vorderdarmes der Imago gebildet wird, wenngleich es mir nicht gelungen ist, die Neubildung bis zum Munde zu verfolgen (p. 54).«

»Der Zerfall des Enddarmes der Larve findet wesentlich später statt als der Zerfall und die Neubildung des Vorderdarmes. — Der Process der Neubildung des Enddarmepithels gleicht in seinen allgemeinen Zügen dem für den Vorderdarm beschriebenen. — Bei jeder ausgewachsenen Larve kann man an der Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm, dicht hinter der Mündung der MALPIGHIschen Gefäße eine schmale Region erkennen, die aus einigen Reihen kleiner, embryonaler Zellen besteht, welche sich in jeder Hinsicht von den großen polygonalen Epithelzellen des Enddarmes unterscheiden. Von diesen Zellen geht die Neubildung des Enddarmepithels aus (p. 56).« — So weit GANIN[1].

Vollständig unaufgeklärt blieb auch jetzt noch die Rolle jener Körnchenkugeln, welche beim Zerfall der Muskulatur und des Fettkörpers, also auch beim Untergange der Darmmuskulatur auftreten und schon von WEISMANN und GANIN beobachtet worden waren. Ihre Entstehung und ihr Zweck waren nach wie vor geheimnisvoll. WEISMANN meinte gelegentlich, die Körnchenkugeln dürften wohl eine möglichst geeignete Form des Baumaterials für den neu anzulegenden Darm sein. Die späteren Autoren vermochten Wesentliches über diese merkwürdigen Gebilde nicht beizubringen.

Weit ab von dem Orte der Entstehung dieser wichtigen Frage fiel ihre Entscheidung. Sie wurde durch METSCHNIKOFF's Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen (Cölenteraten und Echinodermen[1]) und über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere[2] gelöst. METSCHNIKOFF's Ergebnisse waren folgende: Die amöboiden Bindegewebszellen, sowie die amöboiden Lymph- und Blutkörperchen, kurz alle wandernden Mesodermzellen sind im Stande, Nahrung aufzunehmen und zu verdauen (Phagocyten). Diese Funktion zeigt sich überall auch da, wo es sich darum handelt, in den Organismus eingedrungene Fremdkörper oder überflüssig gewordene Organe desselben Organismus zu beseitigen. Er beobachtete z. B. bei Larven von Synapta, dass die Phagocyten sich vor Beginn der eigentlichen Verwandlung bei dem abzubrechenden Organe ansammeln, dass sie dann die dem Untergange geweihten Larvenorgane zerstückeln, die Bruchstücke in sich aufnehmen und verdauen. Genau derselbe Vorgang spielt sich während der Atrophie des Schwanzes der Batrachierlarven ab.

---

[1] Die Entdeckung der beiden Imaginalringe schreibt VAN REES mit Unrecht KOWALEVSKY zu. Vgl. SPENGEL's Jahrb. 1889. Bd. III. Abtheilung für Anatomie. p. 66.

Nach dieser hervorragenden Entdeckung METSCHNIKOFF's gelang es nun bald KOWALEWSKY[3] ähnliche Verhältnisse auch bei der postembryonalen Entwicklung der Insekten nachzuweisen. Die WEISMANN'schen Körnchenkugeln erwiesen sich kurz gesagt als vollgefressene Phagocyten.

Damit bestätigte sich eine schon früher (1875) von CHUN[4] ausgesprochene Vermuthung. CHUN sagt: »Die Abbildungen, welche WEISMANN von dem ersten Aussehen der Körnchenkugeln giebt, ähneln sehr dem Bilde, was z. B. die mit Fett angefüllten Blutkörperchen darbieten. Ich habe leider, als ich auf diese Verhältnisse aufmerksam ward, nicht mehr Gelegenheit gefunden, sie specieller zu verfolgen; doch glaube ich, dass es nicht ungerechtfertigt sein wird, einstweilen diese Ansicht auszusprechen. Es würden, wenn sie sich bestätigte, die Vorgänge der Histolyse viel von dem räthselhaften Dunkel verlieren, was jetzt noch über ihnen liegt.«

KOWALEVSKY hat zuerst die Zerstörung der Larvenmuskulatur bei den Musciden und damit auch der Darmmuskulatur insbesondere richtig erkannt und beschrieben: Die Phagocyten zerstören die Muskeln nicht nur, sie nehmen die einzelnen Stücke (Sarcolyten) in sich auf und lösen dieselben binnen wenigen Stunden auf. d. h. verdauen sie. »Der Process im Körper der Muscidenpuppe ist gerade ein solcher, als ob parasitäre Amöben dort wirthschafteten, nur mit dem Unterschiede, dass diese Amöben das Verdaute der Leibesflüssigkeit oder den sich entwickelnden Organen übergeben[1].« Kowalevsky erhärtet im Übrigen die Angaben Ganin's über die Bildung des neuen Darmepithels in allen wesentlichen Punkten. Während jedoch Ganin die Inseln des imaginalen Mitteldarmepithels erst in der Zeit zwischen der letzten Häutung und der Verpuppung aufgefunden, hat sie Kowalevsky auch schon bei ganz jungen Larven angetroffen. Außerhalb des von dem jungen Imaginalepithel gebildeten Cylinders hat Kowalevsky vereinzelte großkernige Zellen bemerkt, die nach seiner Meinung auch von den imaginalen Zellinseln abstammen, und von denen er die Muscularis des Fliegendarmes ableitet. Er sagt wenigstens: »es scheine ihm, als wenn sich aus diesen Zellen die Muscularis bilde«. Mit Ganin ist Kowalevsky der Ansicht, dass die Regeneration des Vorderdarmes lediglich von dem Imaginalringe am Anfang des Mitteldarmes ausgeht. Dagegen meint er, dass der Enddarm seine Neugestaltung theils dem Imaginalringe am Ende des Mitteldarmes, theils den imaginalen Gewebselementen in der Umgebung des Afters verdankt.

---

[1] Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. V. 1884.

[2] Biologisches Centralblatt. Bd. III. 1884.

[3] Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

[4] CHUN, Über Bau, Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. Abhandl. der SENCKENBERG'schen Naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M. 1876.

Über Herkunft und Zweck der ziemlich beträchtlichen Schicht kleiner, meist spindelförmiger Zellen, welche sich in dem Puppendarm zwischen dem abgestoßenen Larvenepithel und dem neu gebildeten Imagoepithel einfindet, also den gelben Körper einhüllt, kann Kowalevsky Sicheres nicht aussagen. Er hält die Abstammung dieser Schicht von den Imaginalinseln für sehr wahrscheinlich.

Van Rees[2] dagegen deutet diese Zellen als Bindegewebszellen. Er fügt sonst den Berichten Kowalevsky's über den Darm, die er fast durchweg bestätigt, nur wenig hinzu. Erwähnt mag werden, dass van Rees den Antheil, welchen der vordere Imaginalring an der Neubildung des Vorderdarmes hat, nicht für so groß erachtet, wie Kowalevsky. Er glaubt vielmehr, dass der größte Theil der larvalen Epithelzellen des Vorderdarmes an Ort und Stelle bleibt und lediglich durch Zelltheilungen in das neue kleinzellige Epithel der Fliege übergeht.

---

[1] a. a. O. p. 555.

[2] Van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Spengel's zoolog. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. III. 1889.

Gegenwärtig erscheint eine in großem Stil angelegte Monographie über Musca vomitoria von Lowne[1]. Sie hebt mit der Eizelle an, schildert die Entstehung sämmtlicher Organe und verfolgt dieselben durch alle Entwicklungsphasen hindurch. Lowne weist auf die ganz beträchtliche Verkürzung hin, welche der Vorder- und der Enddarm in der postembryonalen Entwicklungsperiode erleiden. Er meint, die Verkürzung des Vorderdarmes sei nur möglich, wenn dieser sich stark in den Mitteldarm einstülpe. In den vorher erwähnten spindelförmigen Zellen zwischen den abgestoßenen und den neugebildeten Epithelzellen glaubt er nun die Überbleibsel der Vorderdarmmuscularis wieder zu erkennen. Er wendet sich gegen Kowalevsky mit den Worten: »I think it extremely improbable that the fusiform cells originate from the imaginal elements, as they undergo complete histolysis in the nymph. Indeed, I am inclined to regard them as the remains of the muscular coat of the proximal intestine[2].« Sehr interessant ist die Vorstellung, welche Lowne sich von der Entstehung des gelben Körpers gebildet hat. Er berichtet über seinen Befund folgendermaßen: »By opening the pupa on the third day it will be found that the intestinal coil formed by the metenteron and the Malpighian tubes lie in a cavity, bounded dorsally by the remains of the fat-bodies of the larva and ventrally by the chyle stomach, which is strongly curved, its ventral surface convex and its dorsal surface concave.« »On the fourth day the chyle stomach is found to be split open on its dorsal aspect, so that its cavity is continuous with the provisional cavity in which the hindgut and Malpighian tubes lie. The cylindrical tube of new imaginal epithelium becomes thinner and thinner on the dorsal aspect of the chyle stomach, until at length it forms a crescent in section. The ends of this crescent grow upwards over the wall of the provisional cavity, and enclose the whole hind-gut and the remains of the Malpighian tubes, which form the so-called corpus luteum[3].«

Eigene Untersuchungen.

II. Methoden der Konservirung. In dem Leben jedes Käfers sind zeitlich vier Abschnitte zu unterscheiden: 1) die Zeit der Entwicklung im Ei; 2) das Stadium der fressenden Larve; 3) die Metamorphose, d. h. die postembryonale Entwicklungsperiode, welche mit dem Augenblick beginnt, in dem die Larve ausgewachsen ist, die Nahrungsaufnahme einstellt und sich zur Verpuppung anschickt, und mit dem Ausschlüpfen des Käfers endet; 4) die Imago.

---

[1] Lowne, Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blowfly. London 1890 ff. Als obige Zeilen geschrieben wurden, lag das Werk noch nicht vollständig vor.

[2] a. a. O. p. 312.

[3] a. a. O. p. 332.

Die Entwicklung des Darmes im Embryo liegt außerhalb des Rahmens unserer Untersuchung. Wir werden den Bau des Darmes nur in den drei folgenden Lebensabschnitten näher betrachten. Die angewandten Konservirungsmethoden sind die allgemein üblichen. Die nämlichen Methoden erwiesen sich mit ganz geringen Modifikationen für alle drei Entwicklungsstufen brauchbar.

Nachdem die noch fressende Larve in Chloroformdämpfen getödtet worden war, wurde entweder der Darm herauspräparirt, oder aber Kopf und Hintertheil des Thieres mit der Schere entfernt und der Darm einfach mittels Pincette herausgezogen (Frenzel). So gewaltsam die zuletzt genannte Procedur auf den ersten Blick auch erscheinen mag, sie ist, so lange es sich um die Untersuchung des Mitteldarmepithels handelt, außerordentlich praktisch, weil sie sich sehr schnell ausführen lässt, und auch beim Mehlwurm ganz unbedenklich, da die Tracheen und Nerven so leicht abreißen und die starke Tunica propria dem Darme eine solche Festigkeit verleiht, dass irgend eine Beschädigung des Epithels gar nicht zu befürchten ist. Der Darm wurde dann auf ein bis zwei Stunden in Chromosmiumessigsäure (Flemming) oder in Platinchloridosmiumessigsäure (Hermann) gebracht, etwa 15 Minuten in destillirtem Wasser ausgewaschen und dann in rohen Holzessig (v. Mährenthal) übergeführt, woselbst er halb so lange als in der fixirenden Flüssigkeit verblieb. Darauf erfolgte erneutes Auswaschen in destillirtem Wasser und Nachhärtung in allmählich verstärktem Alkohol.

Gelegentlich wurde die fixirende Flüssigkeit vorher im Brutofen auf 58° C. erwärmt und so angewandt. Man kann dann die Einwirkungszeit etwas abkürzen. Die auf den angegebenen Wegen erzielten Ergebnisse waren recht gute. Sehr vortheilhaft ist es auch, wenn man in den Darm einen oder einige kurze Längsschnitte macht, da die Fixirungsflüssigkeit immerhin nur langsam vordringt, namentlich wenn sie kalt gebraucht wird. Dies ist natürlich nur zulässig, so lange wir es mit dem Darm einer fressenden Larve zu thun haben, und wird bei postembryonalen Entwicklungsstadien unanwendbar, aber auch unnöthig, denn während der Verwandlung bieten die Gewebe des Darmes dem Eindringen jener Lösungen viel weniger Widerstand.

Die in der Verwandlung begriffenen Larven und die Puppen wurden heiß getödtet. Anfangs benutzte ich dazu die auf circa 80° C. erwärmte Konservirungsflüssigkeit. Das Thier verblieb in derselben 1 bis 2 Minuten. Darauf wurde dasselbe geöffnet und der Darm herausgenommen, welcher dann noch weiter in der Konservirungsflüssigkeit belassen wurde. Da nun an ein Hindurchdringen der Flüssigkeit durch die harte Cuticula in so kurzer Zeit gar nicht zu denken ist, konnte eben nur die Temperatur das Wirksame sein. Desshalb habe ich später mit genau demselben Erfolge heißes Wasser angewandt. Man vermeidet dabei auch die höchst unbequemen Dämpfe der Osmiumsäure. Die heiße Abtödtung der Thiere ist beim Studium der postembryonalen Entwicklung außerordentlich vortheilhaft, da die Leibesflüssigkeit sofort gerinnt und den Darm mit einer schützenden Hülle umgiebt, die auch beim Herauspräpariren des Darmes ziemlich fest diesen umschließt, so dass man sicher sein kann, nicht nur den Darm selbst, sondern auch die für das Verständnis vieler Vorgänge so wichtigen Elemente der Umgebung desselben herauszuheben.

Die Käfer wurden wie die noch fressenden Larven behandelt. — Die weitere Konservirung des Puppen- und des Käferdarmes geschah wie vorher geschildert.

Sämmtliche Objekte habe ich in hartem Paraffin geschnitten. Die Schnitte wurden entweder mit Nelkenöl-Kollodium aufgeklebt und ohne Weiteres in Kanadabalsam konservirt, denn Osmiumsäure und Holzessig geben schon eine hinreichende Färbung; oder aber sie wurden mit Eiweiß befestigt, in GRENACHER'schem Hämatoxylin 1 bis $1\frac{1}{2}$ Stunde nachgefärbt, in 63%igem Alkohol mit Salzsäure ausgewaschen, darauf zur Wiederherstellung der tiefblauen Farbe des Hämatoxylins in 63%igem Alkohol mit Ammoniak leicht abgespült und schließlich in Kanadabalsam konservirt.

Auch einige andere Methoden kamen namentlich zu Anfang der Untersuchung zur Verwendung.

Die Fixirung des frischen Darmes in Chromsäure hat keine guten Resultate ergeben; eben so wenig die Fixirung in starkem Alkohol[1]. Wurde dagegen die Larve oder Puppe in heißem Wasser getödtet und der herausgehobene Darm in 43, 63, 93%igen und absoluten Alkohol allmählich übergeführt, so gelangte man auch hier zu ganz brauchbaren Schnitten. Entschieden Gutes leistete das heiß angewandte Gemisch von koncentrirter Quecksilberchloridlösung und absolutem Alkohol zu gleichen Theilen (PURCELL). Der Zusatz einiger Tropfen Salpetersäure (FRENZEL) schien mir die Leistungsfähigkeit dieser Mischung nicht wesentlich zu erhöhen.

---

[1] FAUSSEK und FRITZE haben mit absolutem Alkohol ausgezeichnete Resultate erzielt. Dem Ersteren schien FLEMMING'sche Lösung unbrauchbar zu

III. Die Histologie des Larvendarmes von Tenebrio molitor

ist bereits 1882 von FRENZEL[1] bearbeitet worden, so dass ich mich hier ziemlich kurz fassen kann.

Der Vorderdarm des Mehlwurmes ist nur kurz; er reicht bis zum Schlusse des ersten Thorakalsegmentes. Der histologische Aufbau desselben ist recht einfach. Wir finden eine chitinöse Intima, ein einschichtiges Epithel, eine zarte Stützlamelle und schließlich eine Muskellage von wechselnder Dicke. Der Vorderdarm hat äußerlich fast in seiner ganzen Länge gleichen Durchmesser; nur an einer Stelle, und zwar dicht hinter dem nervösen Schlundring, besitzt er eine geringe Anschwellung. Die Querschnitte zeigen, dass das Lumen nicht im ganzen Ösophagus so gleichförmig ist, wie die äußere Oberfläche desselben es eigentlich vermuthen lässt. Anfangs erscheint das Lumen im Durchschnitte U-förmig. Die dorsale Wandung tritt prismatisch nach innen vor; die untere und die seitlichen Wandungen bilden zusammen einen entsprechenden Hohlraum, so dass bei Kontraktion der Ringmuskulatur ein völliger Verschluss dieses ersten Theiles der Speiseröhre herbeigeführt werden kann. Die Rinne, welche Intima und Epithel der oberen Wandung in Folge jener Einstülpung nach innen an der Außenseite bilden, ist mit starken Längsmuskelsträngen erfüllt.

In einer gewissen Entfernung vom Munde, etwa unterhalb des oberen Schlundganglions, tritt der genannte dorsale Längswulst allmählich zurück, dagegen erheben sich auf der unteren und den beiden seitlichen Flächen keine Längsleisten. Das Lumen verengt sich nun ungefähr in demselben Maße, wie der Muskelschlauch an

---

sein, da sie nach ihm die Epithelzellen zerstört. — FAUSSEK, Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887. — FRITZE, Über den Darmkanal der Ephemeriden. 1889.

[1] FRENZEL, Über Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berliner Entomologische Zeitschrift. Bd. XXVI. 1882.

Dicke zunimmt, so dass der Gesammtdurchmesser des Ösophagus hier keine Veränderung erleidet. Gerade im nervösen Schlundringe ist das Lumen am engsten, die Muskulatur am stärksten.

Unmittelbar hinter dem oberen Schlundganglion wendet sich die Speiseröhre nach oben und bildet einen steil ansteigenden dorsal gerichteten und nur allmählich gegen den Mitteldarm hin abfallenden Bogen. Die Längswülste flachen sich schnell ab, die Wandung selbst wird dünner, während der Ösophagus hier die schon erwähnte kleine Anschwellung zeigt, so dass dieser einen größeren, mehr oder weniger kugelförmigen Hohlraum besitzt, der nach hinten durch den Anfang von vier größeren und vier kleineren Längswülsten begrenzt wird. Der von hier bis zum Mitteldarm führende letzte Theil des Ösophagus zeigt nun im Querschnitte das so häufig reproducirte Bild des Insektenvorderdarmes: außen eine kreisrunde Muscularis, innen eine Intima mit vier größeren und vier in den Lücken liegenden flacheren Erhebungen.

Die chitinöse Intima, welche den Vorderdarm auskleidet, ist in ihrer ganzen Ausdehnung von fast gleicher Stärke. Hin und wieder zeigen die Präparate eine paratangentiale Streifung in ihr, an günstigen Stellen erkennt man auch eine radiale. Erstere weist auf einen geschichteten Bau der Intima hin, d. h. auf einen regelmäßigen Wechsel stärkerer und geringerer Thätigkeit der absondernden Epithelzellen, letztere giebt innerhalb des abgesonderten Chitins die Grenzen für den Wirkungsbereich jeder einzelnen Zelle an. Radiale Poren sind nicht vorhanden. Merkwürdigerweise habe ich die von Frenzel[1] beschriebenen und auch abgebildeten, in regelmäßigen Reihen angeordneten Chitinzähne selten so, wie er sie darstellt, angetroffen. Meist wies der Vorderdarm nur vereinzelte Chitinzähne auf, die in der Regel auf den Kämmen der früher genannten Längswülste und lediglich im letzten Abschnitt vor der Mündung in den Mitteldarm anzutreffen waren. Bei einer größeren Anzahl von Mehlwürmern entbehrte die Vorderdarm-Intima jeder Zahnbekleidung. — Die Epithelschicht besteht im Großen und Ganzen aus kubischen Zellen mit elliptischem Kern. Die Längswülste verursachen eine gewisse Mannigfaltigkeit der Zellformen, so dass in den Wülsten selbst sich gelegentlich auch cylindrische und keulenförmige Zellen vorfinden. Die distale Basis aller Epithelzellen ruht auf einer sehr zarten, hyalinen Membrana propria, welche nur unvollkommen den Falten der Intima folgt. Zwar geht auch sie in die größeren Längsfalten des Ösophagus hinein, bei den kleineren jedoch begnügt sie sich mit geringen Ausbuchtungen. — Die Außenschicht des Vorderdarmes besteht aus zwei Lagen quergestreifter Muskelfasern: einer inneren zusammenhängenden Ringmuskelschicht von beträchtlicher Stärke und einer Lage meist einzelner Längsmuskelstränge. Die Längsmuskulatur erreicht nur in dem ersten Theile des Ösophagus eine ansehnliche Dicke, während sie sonst gegen die Ringmuskulatur sehr zurücktritt. An der dorsalen Seite finden wir einen Längsmuskelstrang, der viel dicker ist als der darunter liegende Epithelschlauch. Die Kontraktionen dieser Muskeln bewirken ein Aufsperren des vorderen Darmendes, sie ermöglichen ein Erfassen der genäherten Nahrung, ja geradezu ein Schnappen nach derselben. Mehrere isolirte Muskelstränge, die von dem Darme nach dem Exoskelett führen, bewirken in gleicher Weise eine Erweiterung dieses Darmabschnittes. Der folgende größere Theil des Ösophagus mit schwächerer Längs- und stärkerer Ringmuskulatur dient nur zur Weiterbeförderung der erfassten Nahrung. Am Übergange des Vorderdarmes in den Mitteldarm sind beide Muskellagen wieder von gleicher Mächtigkeit. Die Längsmuskeln machen die Einstülpung des Ösophagus in den Mitteldarm nicht mit, sondern überspringen dieselbe. Die Muskelthätigkeit ist an dieser Stelle genau dieselbe wie am After.

---

[1] a. a. O. p. 271.

Der Mitteldarm durchzieht die Larve in gerader Linie von der Grenze des ersten und zweiten Thoraxsegmentes bis in die Nähe des Afters. Er ist wesentlich dicker als der Vorderdarm und zeigt, wie dieser, äußerlich gar keine Differenzirungen. Die geringe Abnahme des Durchmessers gegen sein hinteres Ende zu ist kaum bemerkbar. Der Mitteldarm besitzt drei Gewebsschichten: Epithel, Membrana propria und Muscularis. Eine chitinöse Intima fehlt ihm gänzlich.

Betrachten wir Querschnitte des Mitteldarmes bei schwacher Vergrößerung, so hebt sich zwischen Epithel und Muscularis aus dem Gewebsring als ziemlich breites, stark lichtbrechendes Band die Membrana propria ab. Sie ist bei der Larve von Tenebrio molitor von einer Dicke, wie man sie nur selten bei anderen Insekten antrifft. Da die Membrana propria in den Querschnittsbildern mit solcher Klarheit hervortritt, so leicht aufgefunden werden kann, und da sie uns auch in den Wirren der inneren Metamorphose später als sicherer Führer dienen wird, wollen wir bei der Beschreibung der histologischen Elemente des Mitteldarmes von ihr ausgehen. Frenzel unterscheidet bei den Insekten zwei Formen solcher subepithelialen Bindegewebsschichten[1]. Sie kann nach ihm einmal als geschlossene Membran, als echte Tunica propria auftreten (Mehlwurm, Bienenlarve) oder aber aus faserigem, lockerem Bindegewebe bestehen (Hydrophilus-Käfer, Blatta, Bombus). »Mir scheint«, berichtet FRENZEL, »als wenn hier bei den Insekten die eine Bindegewebsform die andere völlig ausschließt, wenigstens habe ich dort, wo eine geschlossene Tunica propria vorhanden ist, kein lockeres Bindegewebe als Überzug der Muscularis gefunden.« Diese Bemerkung FRENZEL's und die beigegebene Figur beweisen, dass er jedenfalls bei Hydrophilus die histologischen Verhältnisse nicht richtig erkannt hat. Neben der Tunica propria, die namentlich an den Blindsäcken deutlich als geschlossene Membran hervortritt, und neben dem faserigen Bindegewebe zwischen den Muskeln findet sich daselbst noch eine andere derbe, subepitheliale Membran, BIZZOZERO's Chitinmembran, die FRENZEL gar nicht gesehen zu haben scheint.

Bei dem Mehlwurm hat die Stützlamelle des Mitteldarmepithels ein ganz charakteristisches Aussehen. Sie ist mit Längs- und Querfalten versehen, welche gegen das Darmlumen vorspringen. Die Ringfalten haben etwa doppelt so großen Abstand von einander wie die Längsfalten, so dass dadurch die Cylinderfläche der Membrana propria in mehr oder weniger gleichmäßige, rechteckige Areale zerlegt wird, deren längere Seiten mit der Richtung des Darmes parallel laufen. Unmittelbar nach einer Häutung des Mehlwurmes ist die Membrana propria vollkommen glatt, die Falten fehlen gänzlich oder sind vielmehr bei der plötzlichen Vergrößerung des gesammten Thieres ausgeglichen. Erst allmählich stellen sich die Falten wieder ein.

Für das Studium derartiger strukturlosen und stark lichtbrechenden Membranen ist die Art der Konservirung sehr wichtig. Nach der Härtung des Darmes in starkem Alkohol, Sublimat, Chromsäure und selbst in FLEMMING'scher Lösung bleibt die Tunica propria nach meinen Erfahrungen wasserhell und nimmt auch bei Schnittfärbungen keinen Farbstoff auf. Wegen des starken Lichtbrechungsvermögens sind aber die Begrenzungslinien nicht immer scharf und deutlich erkennbar. Desshalb möchte ich hier nicht unerwähnt lassen, dass die Tunica propria bei der Konservirung mit HERMANN'scher Lösung und Nachbehandlung mit rohem Holzessig einen bräunlichen Ton erhält, durch den sie sich nicht minder gut von dem mit GRENACHER's

---

[1] FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVI. p. 239. 1886.

Hämatoxylin gefärbten Epithel als von der viel helleren Muscularis abhebt.

Das Mitteldarmepithel. Innerhalb der Membrana propria trifft man auf zwei verschieden gestaltete Gewebselemente: hohe cylindrische Zellen, welche die gesammte unmittelbare Wandung des Darmlumens, das eigentliche Epithel, bilden, und kleine, flache Zellen am Fuße jener, die meist in den erwähnten rechteckigen Ausbuchtungen der Stützlamelle als unregelmäßige Zellhaufen gelegen sind. Eine zusammenhängende Schicht bilden letztere niemals, auch dann nicht, wenn kurz nach einer Häutung die Membrana propria keine trennenden Falten besitzt. Frenzel nennt diese Zellen mit Recht Mutterzellen des Epithels[1]. In ihnen findet stets eine lebhafte Zelltheilung statt. Karyokinetische Figuren aller Stadien sind regelmäßig hier anzutreffen. Die Kernspindel steht immer radial. Von den Tochterzellen bleibt die eine, und zwar die distale, eine Epithelmutterzelle, während die andere zu einer Epithelzelle auswächst. Die Mutterzellen sind eben nur Zellen, welche ihren embryonalen Charakter bewahrt haben. Sie ergänzen durch fortgesetzte Theilung das Epithel, während die eigentlichen Epithelzellen als einseitig differenzirte Zellen nicht mehr theilungsfähig zu sein scheinen. Die Epithelmutterzellen fallen in ungefärbten Schnitten durch größeres Lichtbrechungsvermögen den Epithelzellen gegenüber auf; in gefärbten Präparaten sind sie dagegen durch die reichlichere Aufnahme des Farbstoffes tiefer gefärbt als jene. Der Kern ist für das Volumen dieser Zellen außerordentlich groß und enthält noch dazu im Verhältnis zu seiner Größe sehr viel chromatophile Substanz. So schön und klar sich nach der Behandlung mit Flemming-scher Lösung die Theilungsfiguren, auch die achromatischen, abheben, so wenig ist von dem Inhalte ruhender Kerne zu unterscheiden. Erst bei sehr starker Vergrößerung löst sich die dicke, farbige Begrenzungslinie der gefärbten Kerne auf in ein dichtes, peripheres Netz zarter Faden mit sehr zahlreichen, kleinen Knotenpunkten. Wegen des geringen Zwischenraumes zwischen den relativ großen Kernen dieser jugendlichen Zellen und wegen des Reichthums der Kerne an Chromatin treten diese Zellen in tingirten Präparaten recht deutlich hervor. Obgleich Zellgrenzen bei diesen Epithelmutterzellen in der Regel nicht wahrnehmbar sind, möchte ich mich doch nicht der Ansicht anschließen, welche Balbiani über die ganz ähnlich liegenden Verhältnisse bei Cryptops ausgesprochen hat, nämlich: diese Zellen seien keine getrennten Zellen, sondern nur ein Syncytium[1].

---

[1] Frenzel, Verdauungskanal der Larve von Tenebrio. p. 285. 1882.

Das eigentliche Mitteldarmepithel des Mehlwurmes ist außerordentlich interessant durch seine scheinbare Polymorphie. Wir finden es häufig als ein einfaches Palissadenepithel; häufig zeigt es alle Merkmale des geschichteten Epithels. Ich verweise hierbei auf die Abbildungen, welche Frenzel (l. c.) gegeben hat, und führe seine eigenen Worte an: »Vergleicht man Querschnitte von verschiedenen Individuen mit einander, so erhält man fast überall ein verschiedenes Bild, selbst wenn die Thiere sich in normalen Verhältnissen befanden. Der am meisten vorkommende und daher typisch zu nennende Zustand ist derjenige, dass sich ein geschichtetes Epithel darstellt, welches aus verschiedenartig aussehenden Zellen zusammengesetzt ist.« Alle diese Worte kann ich bestätigen, nur mit dem Zusatze, dass man gar nicht verschiedene Individuen zu nehmen braucht, um verschiedene Bilder zu erhalten. Man kann dieselben auch an einem Individuum, ja sogar manchmal an einem Querschnitt haben. Wiederholt habe ich Querschnitte des Larvenmitteldarmes gesehen, die an der einen Seite einfaches Cylinderepithel besaßen, während sich an der anderen Seite Zellen über Zellen thürmten oder, vorsichtiger gesagt, zu thürmen schienen. — Jenes von Frenzel »typisch« genannte mehrschichtige Epithel bot so verschiedenartige Bilder dar, dass ich ihm das Epitheton »typisch« nicht gern zugestehen mochte.

Um der Sache auf den Grund zu gehen, konservirte ich ganz junge, etwa 7—8 mm lange Mehlwürmer und schnitt sie in toto in der Erwartung, dass bei solchen jugendlichen Individuen die Gewebe noch keine so komplicirte Gestalt angenommen haben dürften wie bei ausgewachsenen. Diese Erwartung wurde in der That bestätigt (vgl. Fig. 2). Die Epithelzellen waren mäßig lang (Länge: Breite etwa = 5 : 1), vollständig gerade und einschichtig. Es zeigte sich ein geradezu schematisches Bild des Cylinderepithels. Sodann konservirte ich einige größere Mehlwürmer 10—12 Stunden nach einer Häutung in der Meinung, dass die plötzliche Vergrößerung des Darmes einen Einblick in den Bau des Epithels erleichtern müsste. Das Ergebnis war ein ähnliches. Schließlich schnitt ich den Mitteldarm von mehreren normal ernährten Mehlwürmern der Länge nach schnell auf und brachte ihn in Chromosmiumessigsäure. Durch das Reagens wurde die noch lebensfrische Muscularis stark kontrahirt. Der Darm klappte dabei nicht nur nach außen um, sondern rollte sich sogar in den meisten Fällen spiralig auf, so dass die jetzt außen liegenden Elemente der Epithelschicht wegen der sehr widerstandsfähigen Membrana propria in ihrem Zusammenhange stark gelockert werden mussten. Oft waren einzelne Epithelzellen fast in ihrer ganzen Länge von den Nachbarzellen isolirt (vgl. Fig. 3). Die Zellen sind sehr lang (60—70 μ) und haben dabei einen ganz geringen Durchmesser (5—6 μ). Meist sind sie ein wenig gekrümmt, oft sogar unter einander etwas verschlungen. Das Empordrängen des jungen Nachwuchses und die Abstoßung alter Zellen müssen nothwendig bei diesen so stark in einer Richtung ausgedehnten Epithelzellen Unregelmäßigkeiten in der Stellung und Abweichungen von der radialen Richtung hervorrufen. Trotzdem konnte ich bei der soeben geschilderten Präparationsweise in nicht zu dünnen Schnitten sehr viele Zellen, wenn nicht die meisten, bis zu ihrer Basis an der Membrana propria verfolgen.

---

[1] Balbiani, Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. Zool. Expér. T. VIII. 1880.

Ich halte daher im Gegensatz zu Frenzel das einfache Palissadenepithel für das typische und meine, dass das Bild des geschichteten Epithels sehr wohl hervorgerufen werden kann: durch Schnitte, welche krumme oder schräg stehende Zellen anschneiden, oder durch Schnitte, welche junge, aufstrebende Zellen treffen, oder schließlich, last not least, durch schief zur Darmachse geführte Schnitte. In der Fig. 3 ist ein Stück eines solchen umgerollten Darmes abgebildet. In Folge dieser etwas gewaltsamen Formveränderung des Darmes hat sich die Membrana propria von der Muscularis theilweise abgelöst und zeigt ihre typische Faltung daher nur noch unvollkommen.

Das Protoplasma der ausgebildeten Epithelzellen ist feinkörnig und enthält je nach dem Stande der Verdauung eine größere oder kleinere Menge kugelförmiger Einschlüsse. Die Basis dieser Epithelzellen eben so wie die der vorher genannten Mutterzellen soll nach Frenzel gezähnt sein[1]; ich habe davon nichts bemerkt. Die freie Endfläche der Epithelzellen zeigt nun ein sehr wechselndes Bild. Wir finden sehr oft das gesammte Epithel an der Innenseite mit einer homogenen Schicht überzogen (vgl. Fig. 2). Häufig tritt an die Stelle dieser Schicht ein ganz deutlicher Härchensaum. Die einzelnen »Härchen« sind hier und da in ihrer Lage verschoben und neigen sich zu Bündeln zusammen, die eine entfernte Ähnlichkeit mit den auf dem Acker zu Mandeln an einander gestellten Garben besitzen. Die Härchen sieht man zuweilen aufgelöst in noch immer radial gerichtete Reihen zarter Kügelchen. Die einzelnen Reihen können sich verwischen, so dass eine einheitliche Lage von granulöser Substanz entsteht. Schließlich kann aber auch das Epithel auf der freien, dem Darmlumen zugewandten Oberfläche völlig nackt sein. Ich bin nicht abgeneigt, den Grund für diese Mannigfaltigkeit mit Adlerz[1] in dem Wechsel der Verdauungsstadien zu suchen, wenngleich ich nicht die Zeit gefunden habe, mich von der Richtigkeit der Detailangaben, welche Adlerz hierüber macht, zu überzeugen. Er unterscheidet bei den Epithelzellen zwei Stadien: den Zustand der Ruhe und den Zustand der sekretorischen Thätigkeit. Nach ihm kommt die homogene Schicht den ruhenden Zellen zu, bedeutet der Stäbchensaum die »beginnende sekretorische Wirksamkeit des Epithels« und erscheinen die Zellen während der Sekretion selbst nackt. Es war mir wiederholt aufgefallen, dass viele fast ganz gleich hergestellten Präparate des Mehlwurmdarmes ganz erhebliche Schwankungen in der Intensität der Färbung aufwiesen, die ich jedoch durch die auch bei sorgfältigster Behandlung immer noch vorhandenen geringen Unregelmäßigkeiten im Härten, Färben und Auswaschen erklärte. Durch die Bemerkung, welche Adlerz gemacht hat, dass ruhende Epithelzellen die Farbstoffe stark, sekretorisch thätige dieselben nur schwach anziehen, veranlasst, durchmusterte ich meine Präparate und habe in der That eine gewisse Regelmäßigkeit in den Intensitätsschwankungen zu bemerken geglaubt. Es scheint mir nun, dass diejenigen Schnitte am meisten Farbstoff aufgenommen haben, deren Epithelzellen den Stäbchensaum besitzen. Ich habe diese interessante Frage leider nicht weiter verfolgen können, da ich auf dieselbe erst hingelenkt wurde, als die vorliegende Arbeit bereits fertig war, halte es aber doch nicht für überflüssig, meine spärlichen Beobachtungen in dieser Richtung hier wenigstens anzudeuten.

---

[1] a. a. O. p. 286.

Nach v. Gehuchten[2] besitzen die resorbirenden Zellen im Mitteldarm einiger Dipteren im Zustande der Ruhe einen Stäbchensaum.

---

[1] Adlerz, Der feinere Bau des Mitteldarmes von Insekten und Myriopoden. 1890. Ich habe diese Arbeit nicht selbst gelesen, sondern kenne sie nur aus dem kurzen Referate, welches die »Berichte der Zool. Station zu Neapel« 1892 gebracht haben.

[2] v. Gehuchten, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule. T. VI. 1890.

Mingazzini[1] nennt die Stäbchen bei den Lamellicornierlarven »Cilien« und berichtet auch von einer langsamen, aktiven Bewegung, die er an denselben wahrgenommen hat.

Die Kerne der Epithelzellen liegen dem Basalende näher als dem freien Ende. Sie sind etwas größer als die Kerne der Epithelmutterzellen, haben aber weniger chromatophile Substanz und färben sich desshalb nicht so intensiv wie jene. Ein Nucleolus ist selten deutlich erkennbar.

Sehr interessant sind die in den Kernen der Epithelzellen auftretenden Krystalloide, auf welche Frenzel aufmerksam gemacht hat. Ich kann hier nur auf die eingehende Schilderung dieses Forschers hinweisen, namentlich auf die Ergebnisse seiner chemischen Untersuchungen. Mir scheint die Grundform dieser Krystalle das über regulärer Grundfläche errichtete sechsseitige Prisma von etwa gleicher Höhe und Dicke zu sein. Ich habe gerade diese Form sehr vielfach angetroffen. Durch Verringerung der Höhe erhalten wir dann die sechsseitigen Tafeln, deren häufiges Vorkommen Frenzel konstatirt. Wachsen zwei gegenüberliegende Seitenflächen verhältnismäßig stark, so erhalten wir einen Körper, der in der Seitenansicht einer quadratischen, resp. rechteckigen Tafel sehr ähnlich ist. Bleiben zwei gegenüberliegende Flächen im Wachsthum beträchtlich zurück, so kommt der Körper einem rhombischen Prisma nahe. Ist die Längsausdehnung im Verhältnis sehr groß, so haben wir die Stabform. Alle diese Formen kommen in der That vor.

Durch die Anwesenheit eines Krystalloides schien mir die Färbbarkeit des betreffenden Epithelzellenkernes nicht unwesentlich herabgemindert. Diese Krystalloide fehlen zuweilen ganz in einem Individuum. In ganz jungen Larven habe ich sie nie angetroffen. In den meisten größeren Larven findet man jedoch selten einen Kern im Mitteldarmepithel, der nicht einen Krystall einschließt. In der Regel treten diese merkwürdigen Körper in der Einzahl auf, selten sieht man deren zwei oder drei in einem Kern. Die Mutterzellen des Epithels enthalten keine Krystalloide.

Mingazzini hat auch bei Lamellicornierlarven Krystalloide in den Kernen der Epithelzellen des Mitteldarmes aufgefunden[2]. Sie sind jedoch bei Weitem nicht so regelmäßig in der Form wie diejenigen bei Tenebrio.

---

[1] Mingazzini, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofage. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1890.

[2] Mingazzini, a. a. O. Taf. XI.

Frenzel hat zwischen den cylindrischen Epithelzellen sehr vereinzelte, unregelmäßig vertheilte Becherzellen angetroffen und dieselben auch abgebildet[1]. Ich muss gestehen, dass ich nirgends derartige Zellen so deutlich gesehen habe, dass ich sie hätte als Becherzellen ansprechen mögen.

Die Muscularis des Mitteldarmes besteht aus einer inneren Ringmuskelschicht und einer äußeren Längsmuskelschicht. Die Ringmuskelbündel liegen dicht an einander und bilden einen festen, lückenlosen Cylinder; die longitudinalen Muskelbündel sind etwas stärker als jene; sie bilden keinen geschlossenen Cylinder. Die Querschnitte beider Systeme sind sehr ähnlich; sie sind kreisrund oder elliptisch. Die Kerne liegen theils an der Peripherie, theils im Inneren. Die Cohnheim'schen Felder sind langgestreckte, innerhalb jedes Muskelbündels radiär gestellte Streifen (vgl. Fig. 4 *lm*), die bei einem centralen Kerne sich zu einem regelmäßigen Kreisringe an einander reihen, bei einem peripheren Kerne ein von der Kreisform abweichendes, aber in sich geschlossenes Band bilden.

In der Muscularis, zwischen den Muskelbündeln, finden sich einzelne Mesodermzellen. Eine zusammenhängende seröse Schicht fehlt gänzlich. Eine den Darm außerhalb der Muscularis umhüllende Gewebsschicht scheint übrigens bei den Insekten überhaupt sehr selten vorzukommen. Ich selbst habe bisher nur bei einem Insekt außerhalb der Muskulatur eine Membran angetroffen. Bei der Larve von Hydrophilus piceus wird der Mitteldarm von einer strukturlosen, hyalinen Membran eingehüllt. Der Mitteldarm dieser Larve hat sehr lange Divertikel. Der Querschnitt zeigt uns daher das Bild eines Sternes. Dieser ist von einer zarten, stark lichtbrechenden Linie, dem Durchschnitt der genannten Membran, umgeben, die sich jedoch nicht den Kontouren der einzelnen Strahlen des Sternes anschmiegt, sondern nahezu kreisförmig die Divertikel des Darmes nur an den distalen Enden leicht berührt (wie eine Enveloppe im mathematischen Sinne). In Längsschnitten sehen wir diese Linie parallel der Darmachse dahinziehen. Hält man ein größeres Stück eines konservirten, in Alkohol liegenden Larvenmitteldarmes von Hydrophilus piceus gegen die Sonne, so kann man auch mit unbewaffnetem Auge ganz deutlich die totale Reflexion des Lichtes an dieser Membran wahrnehmen. Die Betrachtung von Serien beweist, dass wir es hier mit einer vollständig lückenlosen, geschlossenen Membran zu thun haben. Welche Bedeutung sie hat (? Blutbahn), vor Allem wie sie entwicklungsgeschichtlich zu erklären ist, weiß ich nicht[1].

---

[1] Frenzel, a. a. O. p. 286.

Ungefähr dorsal vom After endet der Mitteldarm und beginnt der Enddarm, welcher bald darauf eine Wendung nach vorn macht und geradlinig etwa bis zum fünften oder sechsten Abdominalsegment zurückgeht, wo er sich wiederum nach hinten wendet und durch den After nach außen mündet. Der Mitteldarm liegt hier also in der Rinne, welche die beiden Schenkel des Enddarmes bilden.

Der Enddarm hebt mit demselben Durchmesser an, den der Mitteldarm zuletzt besessen, verjüngt sich aber bald darauf wesentlich. Da nun das hohe, cylindrische Epithel des Mitteldarmes ganz plötzlich aufhört, das flache kubische Epithel des Enddarmes eben so unvermittelt beginnt, und da die Ringmuskulatur Anfangs auch nur eine geringe Vermehrung aufweist, muss nothwendig das Lumen des Enddarmes mit einer starken Erweiterung beginnen. In diesen dünnwandigen Theil des Enddarmes münden die MALPIGHI'schen Gefäße. Er kann durch Kontraktion der Längsmuskeln stark verkürzt werden, wobei Epithel und Intima Ringfalten bilden. Bald darauf, noch ehe die Umbiegung nach vorn eintritt, ist das Lumen beträchtlich enger geworden. Der Gesammtdurchmesser des Darmes hat sich verkleinert, die Ringmuskulatur ist zu außerordentlicher Mächtigkeit angewachsen, Epithel und Intima beginnen größere Längswülste zu bilden. Die Intima selbst ist an dieser Stelle mit starken Chitinzähnen besetzt. Der nach vorn gerichtete Abschnitt ist der dünnste des ganzen Enddarmes. Trotzdem ist er sehr dehnbar, wie die hier und da vorhandenen bedeutenden Anschwellungen zeigen, welche die durchwandernden, relativ großen Kothballen verursachen. Die Epithelzellen dieses Abschnittes sind fast kubisch. Die Ringmuskeln sind stark entwickelt, sie bilden meist zwei über einander gelagerte Schichten. Die Längsmuskeln treten dagegen in diesem Theile des Enddarmes sehr zurück. Im fünften Abdominalsegment ungefähr wendet sich der Darm wieder nach hinten. Die sechs großen, im vorigen Abschnitte fast die Achse des Darmes erreichenden Längswülste flachen sich ab. Das Lumen wird wesentlich weiter. Die Epithelzellen werden höher, haben im Gegensatz zu den Epithelzellen des Mitteldarmes sehr große Kerne mit wenigen, aber sehr großen Chromatinknoten. Das Protoplasma zeigt deutliche Längsstreifung. Die vorher noch so stark entwickelten Ringmuskeln sind bis auf ein Minimum zurückgegangen. Die longitudinalen Muskelfasern haben sich zu sechs starken Muskelbändern vereinigt, die da dem Darme aufliegen, wo die chitinöse Intima ein zwischen zwei Längsfalten gelegenes Thal besitzt. Dieser letzte Theil des Enddarmes ist in einen dicken Bindegewebsmantel eingehüllt. In dem Bindegewebe endigen die MALPIGHI'schen Gefäße, welche den Darm in Schlangenlinien hin und her gewunden bis unmittelbar vor dem After begleiten.

---

[1] LEUCKART spricht von einer Tunica serosa am Wanzenmagen. Vgl. WAGNER's Zootomie. 1843. Bd. II. p. 63. — FRITZE fand am Mitteldarm der Ephemeridenlarven »ein sehr dünnes Peritoneum« und bei den Imagines »ein sehr dünnes, an den meisten Stellen kaum wahrnehmbares Peritoneum, in welchem ab und zu noch Kerne liegen«. Berichte d. naturf. Ges. Freiburg 1889. p. 9. — MINGAZZINI traf am Mitteldarm der Lamellicornierlarven außerhalb der Muscularis eine ununterbrochene, homogene, stark lichtbrechende Bindegewebsmembran. a. a. O. p. 23. — VANGEL sagt mit Unrecht vom Hydrophiluskäfer, dass sein Darm außen eine bindegewebige Hüllmembran besitze. Termeszetrajzi füzetek. Budapest. Bd. X. p. 193. 1886.

IV. Die äufseren Vorgänge, welche der Verpuppung des Mehlwurmes vorangehen.

Die Metamorphose umfasst einen für jedes Individuum scharf begrenzten Zeitraum, von dem aber meist nur der Schluss, der Augenblick des Ausschlüpfens der Imago deutlich erkennbar ist, während der Beginn dieses Zeitraumes in der Regel weniger scharf hervortritt. Bei vielen Formen kann man allerdings aus dem äußeren Gebahren des Thieres auf den nahe bevorstehenden Beginn der Verwandlung schließen.

Sobald die Larven der holometabolen Insekten ihr Wachsthum beendet haben, verbleiben sie entweder im Nährsubstrate selbst oder sie suchen eine zur Verpuppung geeignete Lokalität auf, richten sich daselbst mehr oder weniger häuslich ein und verpuppen sich dann nach einiger Zeit, d. h. sie streifen die letzte Larvenhülle ab, um schließlich nach Tagen oder Monaten als Imago den Platz zu verlassen. In vielen Fällen ist der Augenblick, in dem die Nahrungsaufnahme abgeschlossen wird und die Bereitwilligkeit zur Verpuppung sich einstellt, an dem Verhalten des Thieres erkennbar. So sehen wir, wie die Raupe des Wolfsmilchschwärmers die Nahrung flieht und hastig nach einem geschützten Orte an oder in dem Erdboden sucht. Die Raupe des Weißlings klettert an Bäumen oder an Mauerwerk empor und befestigt sich in der charakteristischen Weise in einer Vertiefung. Die Larven der Blattwespen machen sich an die Herstellung eines Kokon. Die Larve des Lilienhähnchens

(Crioceris) verlässt die Futterpflanze und verkriecht sich unter Erdschollen. Die Larve des Kolbenschwimmers geht ans Land und stellt in der Erde unter Grasbüscheln oder in Krautanhäufungen einen Hohlraum her, der ihm als Puppenwiege dient.

Die inneren Umwandlungen beginnen unverzüglich, sobald das Thier einen zur Verwandlung geeigneten, vor Störungen sicheren Ort aufgefunden, resp. einen schützenden Kokon fertig gestellt hat, so bald das Thier also in der Lage ist, sich der Puppenruhe zu überlassen. Ein Theil der Histolyse und auch schon der Histogenese spielt sich vor der Abstreifung der letzten Larvenhülle, ein anderer Theil nach derselben, also während des eigentlichen Puppenstadiums ab. Ich bin geneigt anzunehmen, dass das gesammte Arbeitsquantum, welches zum Abbruch und Wiederaufbau der Organe erforderlich ist, bei gleich bleibenden äußeren Bedingungen, d. h. vor Allem bei gleich bleibender Temperatur, in zwei Abschnitte zerfällt, die im Großen und Ganzen den Zeiträumen vom Abschlusse der Nahrungsaufnahme bis zum Erscheinen der Puppe und von hier bis zum Ausschlüpfen der Imago entsprechen. Das Verhältnis dieser beiden Zeitabschnitte ist bei verschiedenen Insekten sehr verschieden. So finden wir, dass die Raupe des Kohlweißlings im Sommer ein bis zwei Tage nach dem Abschluss der Nahrungsaufnahme die letzte Raupenhaut abstreift, dass jedoch erst nach etwa 14 Tagen der Schmetterling aus der Puppe schlüpft. Die Raupe von Vanessa urticae braucht nach Blasius[1] nur 10 bis 12 Stunden für die äußere Umwandlung in die Puppe. Hydrophilus piceus liegt drei Wochen als Larve und nur zwei Wochen als Puppe in der Puppenwiege. Die Blattwespe ist sehr lange als Larve und nur ganz kurze Zeit als Puppe in ihrem Kokon anzutreffen. Die Untersuchung der Puppe allein liefert uns also nur den letzten Theil der Verwandlungen, welcher je nach dem gewählten Objekte größer oder kleiner sein wird. So umfasst er bei Vanessa urticae fast die ganze Verwandlung, bei Hydrophilus piceus etwa $^2/_5$ der Gesammtumwälzungen, und bei Cimbex oder Lophyrus gar nur die letzten Stadien.

Es war nun die Frage: Besteht auch für Tenebrio molitor ein solches konstant bleibendes Verhältnis zwischen diesen beiden Zeitabschnitten? Die Antwort lautet: Ja, und zwar sind beide Zeitabschnitte so ziemlich gleich groß. Diese Frage war für mich von äußerster Wichtigkeit, denn ich musste meine Untersuchung des Darmes mit den ersten Umwandlungsstadien beginnen und eine lückenlose Reihe von Präparaten herstellen. Eine andere Frage von gleicher Wichtigkeit war die: wie kann man äußerlich erkennen, ob ein Mehlwurm dicht vor dem Beginn der Metamorphose steht oder in dieselbe bereits eingetreten ist? — Auch der Mehlwurm zeigt, wie jene vorher genannten Insekten, ein verändertes Verhalten, wenn er sich verpuppen will. Wir finden in Mehlwurmkulturen, und ganz besonders bei nur schwach bevölkerten, die Puppen meist an der Oberfläche des Mehl- oder Kleievorrathes, in dem die Larven gelebt haben. Die ausgewachsene Larve muss diese Oberfläche also aufgesucht haben. Dazu kommt, dass sie wie viele andere Insektenlarven in diesem Zustande eine Zeit lang ruhelos und hastig umherläuft. Aber diese Erkennungszeichen für das Herannahen der Verwandlung sind in unserer künstlichen Mehlwurmzucht, bei der Tausende von Larven jeden Alters den Inhalt eines Gefäßes ununterbrochen durchwühlen, vollständig illusorisch; sie sind an sich auch nicht auffällig genug, um praktischen Werth zu haben.

---

[1] Blasius, Über die Gesetzmäßigkeit der Gewichtsabnahme bei Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Raupe bis zu dem des entwickelten Schmetterlinges. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

Für den Darm der Puppe war das Material leicht zu beschaffen, da man das Alter der Puppe nach der Färbung der Augen, der Antennen, Mandibeln und Tarsen gut beurtheilen kann; dagegen war es wirklich schwierig, aus einer Mehlwurmkultur in der Verwandlung begriffene Larven der ersten Entwicklungsstadien mit Sicherheit herauszufinden.

Zunächst unterwarf ich eine größere Anzahl Larven gleichen äußeren Bedingungen, um dadurch die Verwandlungszeit für alle Individuen möglichst gleich zu machen, fasste dabei den auch äußerlich gut erkennbaren Zeitraum von der letzten Larvenhäutung bis zum Erscheinen der Puppe ins Auge und ermöglichte mir durch wiederholte Stichproben einen Einblick in die innere Beschaffenheit der Thiere. Zu diesem Zwecke wurde ein Wärmkasten auf die willkürlich gewählte Temperatur von 27° C. gebracht und viele Wochen hindurch konstant erhalten. In dem Kasten hatten zwölf geräumige Gläser Platz. Eines derselben enthielt Wasser, damit die Luft hinreichend feucht blieb; die übrigen wurden mit Roggenkleie, Brotkrume und magerem Kaninchenfleisch in ungefähr gleichen Mengen beschickt. Die fünf großen Töpfe mit Mehlwurmkulturen im zoologischen Institute zu Berlin haben ihren Platz in der Nähe des Ofens und enthalten daher zu jeder Jahreszeit Individuen aller Entwicklungsstufen. In die einzelnen Versuchsgläser kamen nun zwei bis drei frisch gehäutete Mehlwürmer, und zwar wurden nur Individuen von solcher Größe ausgehoben, dass die überstandene Häutung aller Wahrscheinlichkeit nach auch die letzte Larvenhäutung gewesen sein musste. Selbstverständlich konnte gerade in dieser letzten Hinsicht ein Irrthum nicht absolut ausgeschlossen sein. Gelegentlich kam es vor, dass die letzte Larvenhäutung erst im Brutofen stattfand; dann aber zeigte die leere Haut neben der frisch gehäuteten Larve den Fehler deutlich an, während bei normal verlaufenem Versuch sich stets neben der leeren Haut eine Puppe finden musste. Diese Fehlgriffe hatten aber auch ihr Gutes; sie zeigten, welche Zeit unter denselben Umständen zwischen der vorletzten und der letzten Larvenhäutung verflossen war, so dass dadurch das Beobachtungsgebiet ganz unbeabsichtigt nach vorn erweitert wurde.

Jedes Glas war mit einer Etikette versehen, an der die Zeit der Häutung und alle ferneren Ereignisse genau notirt wurden. Die Gläser wurden täglich revidirt.

Die Ergebnisse waren unter den genannten Voraussetzungen folgende:

(Die Zeile A giebt die Zeit von der letzten Larvenhäutung bis zum Erscheinen der Puppe, B die folgende Zeit bis zum Ausschlüpfen des Käfers in Tagen an.)

Temperatur 27° C.

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	13	18	18	16	16	16	13	14	18	18	18	18	16	16	16
B	7	8	9	8	6	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Klammern unter der Tabelle fassen diejenigen Individuen zusammen, welche sich in einem und demselben Versuchsglase befanden. Da der Brutofen nur niedrig war, mussten die Gläser auf dem Boden desselben stehen und wurden hier in Folge der vielleicht ungleichmäßigen Erwärmung der ganzen Bodenfläche durch die Gasflamme auch wohl verschieden warm gehalten. Die nicht unerheblichen Schwankungen in der Gesammtreihe der Ergebnisse und die verhältnismäßig große Übereinstimmung in der Entwicklung der Insassen jedes einzelnen Gefäßes sprechen für eine solche Annahme. Die Gläser wurden nach und nach mit Mehlwürmern belegt, etwa alle zwei Tage ein solches, damit ich die an den ältesten über die Entwicklungsdauer gemachten Erfahrungen bereits bei den jüngeren verwerthen konnte. Nur für einen Theil der Versuchsthiere habe ich daher alle Daten angeben können; die meisten wurden nach und nach während des Versuches secirt. Drei Individuen waren irrthümlicherweise nach der vorletzten Larvenhäutung eingesperrt worden; bei allen drei fand nach acht Tagen die letzte Häutung statt, während die Puppe in zwei Fällen nach weiteren 15, in einem Falle nach weiteren 16 Tagen vorlag.

Bei einer konstanten Temperatur von 25° wurde in demselben Ofen ein ähnlicher Versuch angestellt. Es verflossen zwischen der letzten Häutung und dem Erscheinen der Puppe im Durchschnitt 23 Tage.

Versuche, die ich im Winter 1893/94 bei einer um 17° C. schwankenden Zimmertemperatur anstellte, ergaben natürlich noch größere Divergenzen. Die Anzahl der Tage zwischen der letzten Häutung und dem Erscheinen der Puppe schwankte zwischen 39 und 56, während die Dauer des eigentlichen Puppenzustandes 21 bis 26 Tage betrug.

Trotz der vielen Unregelmäßigkeiten in den angegebenen Zahlen ist eine oft wiederkehrende Regel gar nicht zu übersehen: Die Zeit, welche das Thier bei konstant bleibenden Bedingungen von der letzten Larvenhäutung bis zum Ausschlüpfen des Käfers braucht, wird durch das Erscheinen der Puppe im Verhältnis $\frac{2}{3} : \frac{1}{3}$ getheilt. Die drei der Beobachtung zu früh unterworfenen Mehlwürmer zeigten, dass zwischen der vorletzten und letzten Häutung der Larve eben so viel Zeit verflossen war, wie der eigentliche Puppenzustand umfasste. Andererseits bewiesen mehrere Stichproben, dass der Zeitraum zwischen der letzten Larvenhäutung und dem Erscheinen der Puppe durch den Abschluss der Nahrungsaufnahme und den gleichzeitigen Beginn der Verwandlung in zwei nahezu gleiche Theile zerlegt wird. — Tenebrio molitor braucht also unter konstanten äußeren Bedingungen ungefähr gleich viel Zeit, um

1) von der vorletzten bis zur letzten Larvenhäutung,

2) von der letzten Larvenhäutung bis zum Beginn der Metamorphose,

3) vom Beginn der Verwandlung bis zum Erscheinen der Puppe und

4) vom Beginn des eigentlichen Puppenstadiums bis zum Ausschlüpfen als Käfer zu gelangen.

Wenngleich so die Möglichkeit gegeben schien, jede bestimmte Entwicklungsstufe nach Belieben herauszugreifen und zu konserviren, so widersprach die Praxis dieser Annahme jedoch vollständig. Bald war ja eine Reihe von Präparaten vorhanden; die Lücken in dieser Reihe wollten sich aber auf diesem Wege durchaus nicht beseitigen lassen. Der geschilderte Versuch ergab eben nur eine gewisse Regelmäßigkeit. Die Schwankungen waren immerhin noch zu groß, als dass man jedes Stadium hätte mit Sicherheit auffinden können. Dazu kommt möglicherweise noch der erschwerende Umstand, dass manche Vorgänge im Leben des Insekts sich vielleicht sehr schnell abspielen. KOWALEVSKY[1] hat ohne Zweifel bei den Musciden ähnliche Erfahrungen gemacht. Er konstatirt: »Gleich alte Puppen sind nicht immer gleich in der Entwicklung.«

Die Lektüre einer Abhandlung von BLASIUS[2] über die Raupe und Puppe von Vanessa urticae veranlasste mich auch in einer anderen Richtung Beobachtungen anzustellen. BLASIUS veröffentlichte nämlich im Jahre 1866 die Ergebnisse einer großen Reihe von Wägungen, die sich, was mich ganz besonders interessirte, auch auf die Zeit zwischen dem Abschluss der Nahrungsaufnahme und dem Erscheinen der Puppe erstreckten. Er setzt mit NEWPORT[3] die Gewichtsabnahme der Intensität der Umwandlungsthätigkeit proportional. Sein Bericht lautet folgendermaßen: »Bei der Raupe von Vanessa urticae, die zur vollständigen Umwandlung aus dem erwachsenen Zustande in die Puppe ungefähr 10 bis 12 Stunden nöthig hat, findet von dem Augenblicke an, wo sie das Spinngeschäft beendigte, in den ersten drei Stunden eine schnelle Steigerung der Umwandlungsthätigkeit statt. In der zweiten Hälfte der vierten Stunde erreicht die letztere ihr Maximum. Dann sinkt dieselbe allmählich wieder, und zwar so, dass sie im Anfang der achten Stunde, so stark wie in der ersten Hälfte der dritten Stunde ist[4].« Welche Ursachen diese Gewichtsabnahme auch immer haben mochte, wie Wasserverdunstung, Athmung und dergleichen, darauf kam es für mich durchaus nicht an; die Hauptsache blieb vielmehr, dass die Gewichtsabnahme sich periodisch ändert, und dass der Gang dieser Änderung für alle Individuen konstant ist. Die Hoffnung, auf diesem

---

[1] KOWALEVSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

[2] BLASIUS, Über die Gesetzmäßigkeit der Gewichtsabnahme bei Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Larve bis zu dem des entwickelten Schmetterlings. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

[3] NEWPORT, Philosoph. Transact. 1837.

[4] a. a. O. p. 142.

Wege vielleicht ein Mittel zur Erkennung der ersten Entwicklungsstadien zu erlangen oder wenigstens ein Korrektiv für die vorher geschilderten Züchtungsversuche zu gewinnen, erwies sich ebenfalls bald als wenig aussichtsvoll. Selbstverständlich wächst auch beim Mehlwurm das Gewicht, bis er ausgewachsen ist, und nimmt nach dem Beginn der Metamorphose in gewisser Weise wieder ab. Da es sich jedoch hierbei nur um sehr kleine Gewichtsunterschiede handelt, müssen die Wägungen ziemlich genau sein. Genaue Wägungen kosten aber sehr viel Zeit. Dazu kommt außerdem noch, dass die Gewichtsbestimmungen geraume Zeit (etwa einen Tag) vor dem muthmaßlichen Anfang der Verwandlung begonnen und, wenn das Verfahren überhaupt Aussicht auf Erfolg bieten soll, in kurzen Zeiträumen wiederholt werden müssen. Ich habe daher diesen höchst beschwerlichen Weg sehr bald, nach einigen wenigen Versuchen wieder verlassen.

Ob man durch Zählung der Blutwellen mehr erreichen kann, weiß ich nicht. Meine Beobachtungen in dieser Richtung sind noch spärlicher. Fest steht, dass im Gesammtleben eines Mehlwurmes immerhin bedeutende Schwankungen in der Zahl der Pulsschläge pro Minute eintreten. So beobachtete ich bei einem fressenden Mehlwurm 20 Schläge, bei demselben Individuum kurz nach einer Häutung 15, etwa drei Stunden später 17 Schläge in der Minute. Bei einer ganz frischen Puppe zählte ich durchschnittlich nur 10 Schläge, die außerdem nicht in regelmäßigen Intervallen, sondern bald schnell, bald langsam einander folgten. BATAILLON[1] sah, dass in der Seidenraupe die Blutwellen kurz vor der Verpuppung sogar die entgegengesetzte Richtung einschlagen.

Alle angeführten Versuche reichten für die genaue Bestimmung des Entwicklungsstadiums nicht aus, so dass ich Vieles einfach dem Zufall überlassen musste. Bald schärfte sich ja auch der Blick für gewisse Züge in den Lebensäußerungen der Larve, selbst in den großen Mehlwurmkulturen. Der ausgewachsene Mehlwurm kommt an die Oberfläche, zeigt eine gewisse Unruhe, eilt umher und sucht einen Ort, wo er sich verpuppen kann, d h. einen geräumigen, luftigen Ort an der Oberfläche selbst oder in deren nächster Nähe. Hat die Larve einen derartigen Platz erreicht, so verlässt sie ihn ohne äußeren Zwang auch nicht wieder. Am liebsten geht sie unter lose aufliegende Tuchstreifen. Hebt man ein solches Tuchstück an einer Ecke in die Höhe, so findet man stets eine größere Anzahl Larven darunter. Die meisten von ihnen fliehen eiligst, andere entschließen sich erst nach äußeren Reizen wegzulaufen. Diese kriechen langsam und auch nicht weit. Legt man das Tuchstück nieder und sieht nach einiger Zeit wieder nach, so wird man sie auch gewöhnlich an der zuletzt beobachteten Stelle wiederfinden. Diese Unlust zu Bewegungen ist das Haupterkennungszeichen für den nahe bevorstehenden Anfang der Umwandlung. Bald nach dem Beginn derselben sehen wir den Mehlwurm, sofern die Unterlage eben ist, auf der Seite liegen. Er ist beträchtlich kürzer geworden als früher und auch ein wenig dünner; er zeigt eine geringe, aber charakteristische Krümmung. Der Kopf ist bauchwärts etwas eingezogen. Diese Anfangs nur unbedeutende Neigung des Kopfes wächst stetig und wird schließlich so stark, dass die dorsale Mittellinie kurz vor dem Ausschlüpfen der Puppe hinter dem Kopfe rechtwinklig geknickt erscheint. In der Puppe liegt der Kopf ja auch vollständig der Brust an. Etwa am zweiten Tage nach Beginn der Verwandlungen ist die Larve nicht mehr im Stande, Ortsbewegungungen mit Hilfe der Beine auszuführen. Sie schlägt dann bei äußeren Reizen mit dem Abdomen, wie man das bei Schmetterlings- und Käferpuppen sieht.

---

[1] BATAILLON, Sur le déterminisme physiologique de la métamorphose chez le ver à soie. Compt. rend. T. CXV.

Auch die Färbung des Thieres giebt ein allerdings nicht sehr zuverlässiges Mittel an die Hand, den Stand der bereits eingetretenen Verwandlung zu beurtheilen. Die fressende Larve besitzt meist ein glänzendes Goldgelb. Mit der Umbildung der Hypodermis schwindet dieser Glanz vollständig. Die in der Verwandlung begriffenen Larven zeigen einen wesentlich matteren Farbenton.

Da also alle diese Zeichen und Merkmale nur eine Orientirung im Großen und Ganzen gestatteten, mussten stets viele Individuen konservirt werden, die sich aller Wahrscheinlichkeit nach in dem gesuchten Entwicklungsstadium befanden. Nur durch Herstellung einiger Querschnitte von jedem Darm konnte das Brauchbare herausgefunden werden. Diese Stichproben wurden übrigens noch durch den Umstand erschwert, dass die Umwälzungen wellenartig den Mitteldarm von vorn nach hinten durchlaufen, so dass in vielen Fällen nichts weiter übrig blieb als Probeschnitte vom Anfang und vom Ende des Mitteldarmes herzustellen.

V. Der Darm während der Metamorphose.

Wenn der ausgewachsene Mehlwurm einen für die Verpuppung geeigneten Ort aufgefunden hat, beginnt sofort die Verwandlung Das erste äußere Anzeichen für den Eintritt derselben ist die starke Verkürzung des ganzen Thieres auf etwa $^2/_3$ seiner ursprünglichen Länge. Diese Verkürzung fällt jedoch nur wenig auf, da die Dicke ebenfalls etwas abnimmt. Die Volumenverminderung ist wohl vornehmlich auf die völlige Entleerung des Darmes zurückzuführen. Larven, welche sich zur Verpuppung anschicken, füllen bei der Ausstoßung des Darminhaltes den Darm selbst mit Luft, gerade so wie es die Larven vor einer bloßen Häutung zu thun pflegen. Zu welchem Zwecke dies geschieht, ist mir nicht ganz klar geworden, zumal da die Luft auch bald wieder entlassen werden muss, denn in der Puppe selbst ist sie nicht mehr anzutreffen. Zur Sprengung der letzten Larvenhaut wie bei der gewöhnlichen Häutung kann sie nicht beitragen, denn in dem Augenblicke, in welchem die Puppe sich aus der Larvenhaut herauswindet, sind Mund und After bereits geschlossen; die Luft fände dann zum Entweichen keinen Ausweg mehr. Jedenfalls dient sie dazu, dem Mitteldarm nach der Ausstoßung der Fäces die cylindrische Form zu erhalten, da derselbe bei seiner Entleerung wohl sonst durch die sofort beginnende starke Verkürzung des gesammten Mehlwurms flach und wellig zusammengedrückt oder gar geknickt werden würde. Die Möglichkeit ist immerhin vorhanden, dass das Luftquantum beim Beginn der histologischen Umwälzungen allmählich zum After hinausgedrängt wird, noch ehe der Enddarm irgend welche Veränderungen erlitten hat.

Die Verkürzung der ganzen Larve kommt durch den Hautmuskelschlauch zu Stande. Mit ihr Hand in Hand geht eine beträchtliche Verkürzung des Mitteldarmes als eine Wirkung der Längsmuskeln des Darmes vor sich. Trotz dieser Verkürzung beim Übergange von der Larve zu der Puppe und dem Käfer ist die relative Lage des ganzen Verdauungstractus in allen drei Stadien fast genau die gleiche. Der Ösophagus, welcher nur wenig in den Thorax hineinragte, behält seine Länge; er wird mit dem Kopfe in der Puppe bauchwärts umgeschlagen. Anfang und Ende des Mitteldarmes liegen in Puppe und Käfer eben so wie in der Larve. Der Enddarm bildet auf allen drei Entwicklungsstufen dieselbe nach vorn gerichtete Schlinge und erfährt in Bezug auf seine Länge keine nennenswerthe Veränderung, da die letzten Abdominalsegmente nicht so stark verkürzt werden, wie z. B. die Thorakal- und vorderen Abdominalsegmente. Der Mitteldarm verliert nahezu die Hälfte seiner ursprünglichen Länge. Wenn man bedenkt, dass der ziemlich gerade Mitteldarm dicht hinter dem Kopfe beginnt und über dem After endet, dass also derselbe beinahe gleich der Länge des ganzen Thieres ist, so giebt schon die Betrachtung der Thiere in den drei Lebensabschnitten einen guten Anhalt für die Schätzung der Mitteldarmverkürzung. Ein ausgewachsener, gut ernährter Mehlwurm misst etwa 25—30 mm in der Länge, seine Puppe etwa 16 mm und der Käfer ungefähr eben so viel.

Der Mitteldarm. Wir wenden uns nun zunächst zu unserem speciellen Thema, zum Abbruch und Wiederaufbau des Mitteldarmepithels.

Die bedeutende Stärke der Membrana propria im Mitteldarm der Larve des Mehlkäfers verleiht derselben eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit. Die energische Kontraktion der Darmmuskulatur, mit der die Histolyse des Mitteldarmes eingeleitet wird, muss demnach bei der Membrana propria mechanische Deformationen verursachen. Weil der gesammte Mitteldarm auf etwa die Hälfte seiner ursprünglichen Länge verkürzt wird, außerdem auch noch an Dicke viel verliert, und weil die Stützmembran ihre alte Ausdehnung behält, muss sie nothgedrungen Falten bilden, die je nach dem Grade der Verkürzung größer oder kleiner sein werden. Die stark kontrahirte Muscularis bildet einen sehr festen Cylinder, der weder nach der einen noch nach der anderen Seite nachgiebt. Die Falten der Membrana propria werden sich daher nur nach der Seite des Darmlumens erheben können; — und das trifft in der That zu. Betrachten wir nun die Reihe der Präparate:

Im normalen Mitteldarm der noch fressenden Larve liegt die Membrana propria der Muscularis dicht an. Sie bildet beim Querschnitte im Großen und Ganzen eine breite, helle, kreisförmige Linie; die zahlreichen kleinen, nach innen leistenartig vorspringenden Fältchen, welche früher geschildert wurden, beeinträchtigen dieses Bild nicht wesentlich. Zwischen ihr und der Muscularis sind Zellen nicht anzutreffen.

Nach dem Beginn der Histolyse sehen wir nun, dass die Membrana propria nicht mehr vollkommen dicht der im Querschnitte ringförmig, in Längsschnitten geradlinig erscheinenden Muscularis anliegt. Hier und da, in einem Querschnitte etwa an 15 bis 18 unregelmäßig vertheilten Stellen hat sie sich abzuheben begonnen, so dass zwischen beiden eben so viele kleine Zwischenräume entstehen. Im Epithel hat diese geringe Verschiebung der Basalmembran noch keine bemerkbaren Veränderungen hervorgerufen. In einem etwas älteren Stadium (Fig. 4) sind mehrere dieser raltigen Erhebungen schon größer geworden. Die Loslösung der Membrana propria von der Muscularis schreitet stetig fort. Dadurch, dass sich hier und da zwischen zwei derartigen Falten der sie trennende Kontakt beider Schichten löst, fließen diese beiden kleineren Falten zu einer einzigen, aber weit umfangreicheren zusammen. Im Stadium der Fig. 5 beträgt die Zahl derselben nur noch etwa acht bis zehn.

Die Muscularis zeigt vorläufig keine Veränderung. Dagegen ist im Epithel schon ziemlich früh die beginnende Umwälzung nicht mehr zu verkennen. Die cylindrischen Epithelzellen können ja auch gar nicht mehr in ihrer alten Stellung senkrecht zur Stützmembran verharren. Diese Stützmembran bildet jetzt Thal und Hügel. Die auf der Höhe der centripetalen Falten stehenden Zellen (vgl. Fig. 4) haben noch leidlich Raum, die an den Abhängen und im Thal stehenden dagegen werden auf einander gedrängt, von dem Boden, auf dem sie standen, abgehoben und durch einander geschoben. Die hohen, cylindrischen Palissadenzellen verlieren ihre Cylindergestalt und runden sich mehr und mehr ab. Im Querschnitte erscheinen die sich gegenseitig abplattenden Zellen polygonal. Einige Zellaggregate, und zwar diejenigen, welche am weitesten in das Darmlumen vorgeschoben worden sind, behalten noch etwas länger ihr epitheliales Gefüge bei. Aber auch bei ihnen tritt gerade wegen der konvexen Stützmembran eine Lockerung der Zellverbände ein. Die Zellen erhalten Raum zu einer Verbreiterung, die natürlich eine Verkürzung zur Folge hat. So beginnen auch diese sich der isodiametrischen, resp. polyedrischen Form zu nähern.

Die Membrana propria hat sich inzwischen immer weiter von der Muscularis losgelöst (Fig. 5). Sie erreicht dieselbe zwar noch an mehreren Stellen, jedoch ist der Kontakt ein ganz kurzer. Die Epithelzellen sind als solche bald gar nicht mehr wieder zu erkennen. Der Querschnitt zeigt uns ein krauses Gewirr polygonaler Zellen, die schon so stark deformirt und durch gegenseitigen Druck abgeplattet erscheinen, dass ihre Hauptausdehnung, wenn eine solche überhaupt hervortritt, in die tangentiale Richtung fällt. Das eigentliche alte Lumen des Darmes ist bereits sehr eng geworden; sein Querschnitt ist mehr oder weniger sternförmig.

Gehen wir zu einem etwas älteren Individuum über, so zeigt sich an den Querschnitten, dass die Membrana propria vollständig von der Muscularis abgehoben und mehr und mehr nach der Mitte des Darmes zu gerückt ist. Sie bildet nunmehr um das Larvenepithel die abenteuerlichsten Windungen (vgl. Fig. 8 und 9). Trotzdem kann man in dieser die Trümmer des Larvenepithels einhüllenden Membran sofort die larvale Tunica propria wiedererkennen. Diese bildet bei der fressenden Larve kleine gegen das Darmlumen vorspringende, leistenförmige Fältchen. Wenn nun diese Fältchen einmal durch Zug geglättet sind, so wird die Membran, nachdem die Zugkraft zu wirken aufgehört hat, doch in Folge ihrer Elasticität die ursprüngliche Form wieder anzunehmen bestrebt sein. Sollten auch die Fältchen nachher nicht eben so scharf wie vorher hervortreten, so werden sich immerhin mehr oder weniger deutliche Rinnen in regelmäßigen Abständen als Spuren derselben einstellen. Das trifft in der That zu, und zwar häufig mit einer Klarheit, welche jeden Zweifel an der Identität beider Membranen auch dann ausschließt, wenn man die Zwischenstadien nicht kennt. Dieser Fall lag übrigens bei mir vor. Mein erstes Präparat aus der Periode der Metamorphose repräsentirte gerade das bezeichnete Stadium. Ich gewann sofort die Überzeugung, dass diese die Zelltrümmer umhüllende Membran, diese »Cyste«, nichts Anderes als die Tunica propria der Larve sein könne.

Die eingeschlossenen Epithelzellen der Larve haben inzwischen ihr zelliges Aussehen ganz verloren. Wir finden eine große Zahl Epithelzellenkerne in einer körnigen, protoplasmatischen Masse, die hier und da in tangentialer Richtung Strichelchen als die letzten Andeutungen der Zellgrenzen erkennen lässt.

Nun ist der Zeitpunkt erreicht, in welchem die letzte Larvenhaut gesprengt wird und die frische Puppe zum Vorschein kommt. Etwa um dieselbe Zeit erfährt der Mitteldarm in Folge der Zerstörung der larvalen Muscularis eine starke, radiale Erweiterung. Das neue Mitteldarmepithel, welches in diesem Augenblicke bereits fertig gestellt ist, wie weiter unten geschildert werden soll, bildet nun allein die Darmwandung und wird durch die radiale Dehnung des Darmes von den in der Darmachse liegenden Zelltrümmern weit abgerückt. Diese durch die abgestoßene Membrana propria zu einer soliden Masse zusammengehaltenen Zellreste bilden den »gelben Körper«. Ich möchte nicht unterlassen hierbei noch einmal ausdrücklich hervorzuheben, dass das Material, aus dem er besteht, einzig und allein von den Epithelzellen des Larvenmitteldarmes herrührt. In den ersten Tagen des Puppenstadiums erhält nun der neue Mitteldarm seine neue Muscularis, welche bald peristaltische Bewegungen hervorzurufen im Stande ist. Durch diese Bewegungen wird der gelbe Körper oft etwas nach hinten geschoben und dabei mehrfach geknickt, etwa wie die Striche eines **N**, so dass ein Querschnitt ihn ein- oder zwei- oder dreimal treffen kann. Sein Volumen nimmt stetig ab; seine stark gefalteten Wandungen schließen immer enger an einander. Der größte Theil des Inhaltes wird zum Aufbau der neuen Organe verbraucht, so dass schließlich, kurz vor dem Ende der ganzen Verwandlung, nur noch dicht gedrängte Zellkerne von geringen Mengen protoplasmatischer Substanz umgeben innerhalb der Membrana propria der Larve vorgefunden werden.

Interessant ist, dass in diesem gelben Körper oft zahlreiche Gregarinen anzutreffen sind. Ich habe jedoch nicht entscheiden können, ob dieselben sämmtlich mit dem gelben Körper ausgestoßen werden, so dass es für die Imago einer besonderen Infektion bedarf, oder aber ob sie nach Fertigstellung des Imagodarmes die sie bergende Hülle, die Membrana propria der Larve, durchbrechen und im Darm Quartier machen, noch ehe der Käfer ausgeschlüpft ist. Ganz besonders interessant ist dabei, dass die Gregarinen, welche durch die peristaltischen Bewegungen nicht mit dem letzten Darminhalte der Larve ausgestoßen werden können, da sie sich meist im Epithel fest verankert haben, die der Mehlwurm also nicht willkürlich aus dem Körper zu entfernen im Stande ist, — dass diese während der chaotischen Wirren der postembryonalen Entwicklung durch den derben Schlauch der Membrana propria wie in einem Gefängnisse festgehalten werden.

Noch ehe der Abbruch des Mitteldarmepithels der Larve, den wir soeben verfolgt haben, beendet war, ist mit dem Aufbau des neuen Darmepithels begonnen worden.

In dem normalen Larvendarme bieten die Epithelmutterzellen stets denselben Anblick dar. Häufchen kleiner Zellen liegen der Membrana propria dicht an und zwar meist in jenen rechteckigen Nischen, die von den normalen Fältchen der Membrana propria gebildet werden. Nun beginnt die Verwandlung. Die Membrana propria hat sich hier und da von der Muscularis abgehoben. Die bisher funktionirenden Epithelzellen zeigen bereits den beginnenden Zerfall. — Ganz anders die Epithelmutterzellen. Hier ist nicht eine Spur von Zerstörung bemerkbar. Karyokinesen sind zwar in diesem Entwicklungsstadium eine kurze Zeit nicht anzutreffen, aber man sieht, dass aus dem Kreise der Epithelmutterzellen hier und da einzelne Zellen ein verändertes Aussehen bekommen. Auf jede zweite oder dritte Gruppe solcher Regenerationszellen des Larvenepithels mag eine derartig ausgezeichnete Zelle zu rechnen sein. Diese Zellen werden größer als ihre Nachbarinnen und zwar, wie ich glaube, auf Kosten der Nachbarinnen. Nicht nur der Zellleib, auch der Kern nimmt an dem plötzlichen Wachsthum Theil. Das bisher feinkörnige Protoplasma wird heller und heller. Die ganze Zelle hebt sich in ungefärbten Präparaten durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen deutlich von der Umgebung ab; in tingirten Schnitten tritt sie durch intensivere Färbung hervor.

Die so differenzirten Zellen sind die Urzellen des Mitteldarmepithels der Imago. In ihnen beginnt nun bald eine sehr rege Zelltheilung. Die Tochterzellen erreichen in kurzer Zeit die Größe der Mutterzelle. Karyokinetische Figuren aller Stadien sind nunmehr zahlreich anzutreffen; sie sind in dem vergrößerten Kerne entsprechend größer als in den Epithelmutterzellen fressender Larven. Die Richtung der Kernspindel ist nicht mehr die radiale. Irgend welche Regelmäßigkeit in der Orientirung ist nicht zu erkennen.

Bald sehen wir Zellhaufen von etwa sechs bis zehn großen, großkernigen, meist kugeligen Zellen entstanden, die ihr Baumaterial dem zerfallenden Epithel verdanken. Von den übrigen Epithelmutterzellen ist nicht mehr viel zu bemerken. Sie sind, sofern nicht auch sie beim Aufbau der neuen großen Zellen verbraucht worden sind, der Degeneration anheimgefallen und von den Trümmern der eigentlichen Epithelzellen nicht mehr zu unterscheiden. Die so aus einer Anzahl Epithelmutterzellen der Larve hervorgegangenen Zellhaufen, welche zur Zeit noch von der Membrana propria eingeschlossen im Darmlumen liegen, bilden die Bausteine für das gesammte neue Mitteldarmepithel des Käfers (vgl. Fig. 5 *b*). Die Epithelzellen der Imago sind also direkte Abkömmlinge von jenen jugendlichen Zellen, die der Regeneration des Larvenepithels dienten.

Die Membrana propria bildet immer größere Falten; es kommt daher nicht selten vor, dass mehrere der soeben entstandenen Haufen ganz junger Zellen gegen einander geschoben werden und zu einem Zellkomplexe verschmelzen (Fig. 5). Die einzelnen Zellen heben sich in gefärbten Präparaten deutlich von einander ab, jedoch weniger durch scharf hervortretende, intensiv gefärbte Begrenzungslinien, als vielmehr durch hellere Zonen, welche die dunkler gefärbten protoplasmatischen Zellleiber von einander trennen.

Nunmehr sind wir zu dem Zeitpunkt gelangt, in dem die Membrana propria auf einem Querschnitte etwa zehn ziemlich weit in das Darmlumen hineinragende Falten zeigt, während die dazwischen liegenden Theile derselben noch Kontakt mit der Muscularis haben. Da der Mitteldarm nicht nur dünner, sondern auch kürzer geworden ist, so müssen neben den Längsfalten auch Ringfalten entstehen. Verfolgen wir einmal in einem Querschnitte die helle, stark Licht brechende Durchschnittslinie der Membrana propria, so zeigt sich, dass die bei der Faltung ins Innere vorgeschobenen Theile dieser Membran vielfach hin und her gehende Windungen mit zackigen und scharfen Ecken aufweisen, während die der Muscularis näher gelegenen Theile meist eine gleichmäßige Rundung ohne plötzliche Richtungsänderung besitzen. Die nach innen vorspringenden Falten müssen sich natürlich einander nähern, je mehr sie sich von der Muscularis entfernen.

Die Membrana propria bildet mithin in Folge der Ring- und Längsfaltung eine große Zahl von Divertikeln, welche mehr oder weniger die Form einer Flasche haben, deren Hals und Mündung nach innen gerichtet sind. Auch der Vergleich mit einem Sacke liegt nahe, der zum größten Theil prall gefüllt, während der obere leere Theil desselben nur lose und faltig zusammengerafft ist. Gerade in dem rundbauchigen Theil jedes Divertikels, der dem Flaschenhohlraum entspricht, liegen die erst vor Kurzem gebildeten großen Zellkomplexe.

Nach und nach hebt sich die Membrana propria immer mehr von der Muscularis ab. Gleichzeitig mit der Lösung der letzten Kontakte zwischen der Stützlamelle und der Muskulatur wird erstere an den distalen Enden der einzelnen sackförmigen Divertikel durchbrochen, und die geschilderten großen Zellen wandern nach außen, um sich an der Innenfläche des noch immer vollständig intakten Larvenmuskelschlauches zu einer einfachen, Anfangs noch lückenhaften Schicht auszubreiten (Fig. 6 und 7 *c*). Diese Schicht ist das neue Mitteldarmepithel der Imago. (Die durchbrechenden Zellen färben sich nach der Behandlung mit Hermann'scher Lösung, Holzessig und Hämatoxylin intensiv, die großen Kerne dagegen nur schwach.) Der Durchbruch findet nicht immer mathematisch genau am distalen Pole statt, sondern bisweilen rechts oder links daneben, so dass der austretende Zellstrom nicht immer streng radial, sondern oft schräg gegen den Radius fortschreitet. Dadurch verliert das Gesammtbild viel von der bisher bewahrten Regelmäßigkeit. Beim Durchwandern der Zellen durch das Fenster hört jede Zellabgrenzung auf; auch nach der Ausbreitung auf der Muscularis ist Anfangs nichts von Zellgrenzen zu sehen.

Bei dieser Ortsveränderung hören in unseren Zellkomplexen die Kerntheilungen keineswegs auf. Man trifft zuweilen auf einem Querschnitte karyokinetische Figuren innerhalb und außerhalb der Membrana propria; ja, in einem Falle sah ich eine solche dicht hinter der Durchgangsöffnung, so dass die Passage während des Theilungsprocesses stattgefunden haben musste. Die auf dem Muskelschlauche der Larve ausgebreiteten Zellscheiben dehnen sich nun aus, berühren sich gegenseitig und verschmelzen mit einander. Der vollständigen Verschmelzung geht ein Stadium »netzförmig angeordneter Gruppen von Epithelzellen« voran.

Wie geschieht nun eigentlich der Durchbruch? — Es giebt zunächst zwei Möglichkeiten. Einmal können Theile der Membrana propria von den jungen Zellen resorbirt werden, so dass die gleichsam auf chemischem Wege entstandenen Fenster den Durchtritt der Zellen gestatten. Andererseits kann die Membran auch mechanisch zerrissen werden. Im ersten Falle sind die Öffnungen bleibende; im zweiten Falle werden sie je nach dem Grade der Elasticität der Membran in ihrer Größe erhalten bleiben oder aber sich mehr oder minder wieder verkleinern.

Der Durchgang lässt sich als ein Bewegungsvorgang nicht an konservirten Stücken unter dem Mikroskop direkt beobachten. Alle Anzeichen jedoch sprechen dafür, dass die Membran zerrissen wird.

Da die flaschenförmigen Divertikel der Membrana propria eine verhältnismäßig enge Öffnung haben, ist es nicht unwahrscheinlich, dass in diesen nahezu ganz abgeschlossenen Räumen in Folge der sehr lebhaften Zellvermehrung ein etwas größerer Druck herrscht als in dem umgebenden Darmlumen. Während die Stützlamelle in der Gegend des Flaschenhalses vielfach gewunden und schlaff zusammengefaltet ist, zeigt sie sich am Flaschenbauche ziemlich glatt; sogar die kleinen Fältchen, die sich im Darme der fressenden Larve bei derselben vorfanden, und welche sie, wenn weder Druck noch Zug wirken, stets wieder annimmt, fehlen vollständig. Es folgt hieraus, dass in der Stützlamelle, gerade in der Gegend des Flaschenbauches, eine gewisse Spannung herrschen muss. Zuweilen schien es mir auch, als wenn die Dicke der Membran nach dem Flaschenboden zu abnähme.

Vergegenwärtigen wir uns einmal folgendes Experiment: Auf eine eben ausgespannte Gummimembran wird senkrecht dagegen mit einem Stabe ein Druck ausgeübt. Die Membran giebt zunächst nach, und mit der Vergrößerung der Fläche geht eine Verminderung der Dicke Hand in Hand. Am dünnsten wird die Membran an der Stelle sein, welche am weitesten von der Ruhelage entfernt ist. Verstärkt man allmählich den Druck, so wird die Membran schließlich an ihrer dünnsten Stelle, etwa an der Spitze des Stabes zerreißen. Hält man nun den Stab in seiner augenblicklichen Lage fest, so gleitet die Membran mit den Rändern der Rissöffnung an dem Stabe entlang bis nahezu in die ursprüngliche Lage, bis zwischen den Kohäsionskräften in der Membran und der Reibung am Stabe ein Gleichgewichtszustand eingetreten ist.

Etwas Ähnliches findet nun auch beim Durchgange der imaginalen Epithelzellen durch die Membrana propria statt. Die mit jungen Zellen vollgepfropften Säckchen reichen bis dicht an die Larvenmuskulatur. Nun zerreißt die durch schnelle Zellvermehrung innerhalb der Säckchen stark gespannte Membran in der Nähe des distalen Poles. Die Ränder des entstandenen Fensters gleiten an dem ovalen Zellhaufen entlang nach innen. Regelmäßig finden wir auch die Lücken in der Membran, wenn der Durchzug durch sie soeben beendet ist, ziemlich weit in das Innere des gelben Körpers gerückt. Die Imaginalzellen bohren sich also nicht aktiv durch die sie umhüllende Membran hindurch, sondern gerathen durch Zurückziehung dieser sie einschließenden Lamelle nach außen. Gelegentlich kann man eine Kerntheilungsfigur gerade im Fenster oder dicht dahinter beobachten; auch das spricht für die Richtigkeit der soeben geschilderten Annahme.

Der Durchbruch der Zellen pflanzt sich im Mitteldarm von vorn nach hinten fort. Wie es scheint, geht dieser Process ziemlich schnell den Darm hinab, denn ich habe bei 250 bis 300 untersuchten Mehlwürmern, die zum allergrößten Theil den ersten Verwandlungsstadien angehörten, nur in drei Individuen das kritische Stadium selbst erhalten. Eine wahrscheinlich nur geringe räumliche Ausdehnung der wie eine Welle den Mitteldarm nach hinten durchlaufenden kritischen Region, sowie eine vielleicht sehr kurze zeitliche Dauer des Vorganges mögen das Auffinden, das Erhaschen dieses Entwicklungsphänomens so schwierig machen.

Die Öffnungen in der Membrana propria erhalten sich nur kurze Zeit nach der Durchwanderung der Zellen. Bald darauf sind sie wieder verschwunden. Auch bei genauester Durchmusterung der

Schnittserien und bei stärkerer Vergrößerung habe ich später keine Lücke, auch nicht den kleinsten Porus mehr angetroffen.

Ich möchte hier noch eine Beobachtung erwähnen, welche ebenfalls die Richtigkeit meiner Ansicht über die Zellendurchwanderung bestätigt. Die größeren Zellaggregate in den Aussackungen der Membrana propria sind durch Verschmelzung kleinerer Zellhaufen entstanden. Nicht selten sieht man nun, dass sich derartige kleinere, aus je einer einzigen Epithelmutterzelle abzuleitende Zellhaufen bei den vielfachen und unregelmäßigen Krümmungen der Membrana propria schließlich an einer konvexen Stelle derselben befinden. Sie liegen lange Zeit unverändert am nämlichen Ort, auch dann noch, wenn die übrigen Imaginalzellen längst ausgewandert sind, aber sie durchbrechen nicht die Membrana propria, sondern gehen allmählich in dem Chaos der larvalen Epithelzellentrümmer selbst zu Grunde. Ihnen scheint also gerade in Folge ihrer Lage die Möglichkeit eines Durchbruches zu mangeln. Sie verfehlen daher vollständig ihren Zweck (Fig. 7 *d*; Ähnliches liegt in Fig. 6 *d* vor).

Ein nicht unbeträchtlicher Theil der neugebildeten Imaginalzellen bleibt also innerhalb der abgestoßenen Membrana propria und geht hier zu Grunde; aber auch von den durchgewanderten Zellen fallen noch manche der Vernichtung anheim. Es werden mehr Zellen gebildet als nachher Platz finden. Wenn das Käferdarmepithel fertig ist, finden wir fast auf jedem Querschnitte an der Peripherie des gelben Körpers, außerhalb der Membrana propria neben später zu besprechenden kleinen Zellkernen große Kerne, die denen der Imaginalepithelzellen vollständig gleichen und solchen Zellen in der That auch einmal angehört haben. In Fig. 9 *f* sehen wir, wie einige überzählige, großkernige Epithelzellen aus dem Verbande des neuen Epithels wieder austreten und sich dem gelben Körper anschließen. Sie verfallen demselben Schicksal wie alle zelligen Elemente, die den gelben Körper bilden oder sich ihm außen anschließen: der Degeneration und Resorption (vgl. Fig. 9 *g* und auch Fig. 8).

Die Larvenmuscularis ist also der feste Boden, auf dem sich die jungen Zellen einschichtig ausbreiten; sie bleibt auch noch weiterhin die Stütze derselben. Nachdem das neue Epithel fertig ist, beginnen die Anfangs kubischen Zellen radial auszuwachsen. Bald sind sie doppelt so hoch wie breit. Der Kern bleibt stets der Basis näher. Das dem Darmlumen zugewandte Zellende zeigt mannigfach geformte lappige Vorsprünge (Fig. 9). Im Protoplasma sind zwei Zonen zu unterscheiden: An der Basis ist das Protoplasma grobkörnig; in diesem Theile des Zellleibes befindet sich stets der Kern. Das Protoplasma der proximalen Lappen hat nur minimale oder gar keine Granula. Es ist aber meist von einem deutlich hervortretenden Balkengerüst durchsetzt. Die Färbbarkeit dieses Theiles ist nur gering. Nicht selten sind beide Zonen durch eine scharfe Grenze geschieden.

Zu der Zeit, in welcher sich die Zellen radial auszudehnen beginnen, bleiben einzelne Zellen (Fig. 8 *Kz*) im Wachsthum zurück, werden allmählich von den aufstrebenden Nachbarn überwachsen und bilden nun für das neue Epithel neue an der Basis gelegene Epithelmutterzellen. Einer jeden von ihnen entspricht später im Käfermitteldarm ein Blindsäckchen. Diese Zellen zerfallen bald (karyokinetische Kerntheilungen) in eine Anzahl kleinerer Zellen, welche den Grundstock für die »Kryptenzellen« in den blinden Enden der Mitteldarmdivertikel beim Käfer bilden. Die in radialer Richtung stark vergrößerten Hauptzellen sind später die funktionirenden Epithelzellen des Imagomitteldarmes; die in den Hintergrund gedrängten Zellen dagegen behalten ihren embryonalen Charakter, d. h. ihre unbegrenzte Theilungsfähigkeit bei und repräsentiren eben dann (als sog. Kryptenzellen) die Regenerationsherde des eigentlichen Epithels. Wir finden in Fig. 8 und 9 Bilder, wie sie der Mitteldarm des Embryo solcher Coleopteren darbietet, welche schon als Larven Krypten besitzen; z. B. Hydrophilus piceus. Herr Professor HEIDER hatte die Güte mir einige seiner Präparate von Hydrophilusembryonen zu zeigen. Epithel und Kryptenanlagen der Hydrophilus-Larve sehen denen des Mehlkäfers außerordentlich ähnlich.

Die Fig. 8 zeigt uns drei Epithelmutterzellen, die sich bereits lebhaft zu theilen begonnen haben, noch ehe sie vollständig vom Darmlumen abgeschlossen sind. In Fig. 9 ist die Überwucherung durch die benachbarten Zellen schon beendet. Die einzelnen Zellhaufen wachsen wesentlich später, erst nachdem die Larvenmuscularis zerstört worden ist, zu Anfangs soliden Darmdivertikeln aus. Nehmen wir an, die äußeren Bedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit etc.) seien so geregelt, dass acht Tage nach dem Abschluss der Nahrungsaufnahme die Puppe aus der Larvenhülle ausschlüpft und nach weiteren acht Tagen der Käfer erscheint, so gehört das in Fig. 9 dargestellte Entwicklungsstadium etwa dem Anfang des siebenten Tages der ersten Entwicklungshälfte an.

Wir haben gesehen, dass die Membrana propria des Larvendarmes sehr frühe sich von der Muscularis abzuheben anfängt, und dass die partielle Loslösung bald in eine vollständige übergeht. Zwischen der Membrana propria und der Muscularis entstehen nun dadurch Anfangs kleine, ringsum abgegrenzte Hohlräume, die aber mit zunehmender Loslösung an Volumen gewinnen und schließlich in dem Augenblick, in welchem die Muscularis und die Membrana propria jeden Kontakt verloren haben, zwischen beiden einen Hohlcylinder bilden. Sobald die ersten derartigen winzigen Hohlräume entstehen, stellen sich auch zellige Elemente in ihnen ein, welche die Räume ganz ausfüllen (Fig. 4—7 *sz*). Es sind das mäßig große Zellen mit ziemlich homogenem Protoplasma und einem verhältnismäßig kleinen Kern. Die Form der Zellen ist außerordentlich mannigfaltig. Zellgrenzen sind meist nur schwach angedeutet. Die Kerne sind kugelig bis lang elliptisch und reich an chromatophiler Substanz. Der Zellleib dagegen besitzt nur geringes Färbungsvermögen. Die Zahl dieser Zellen wächst mit dem Raume, der ihnen zur Verfügung steht, ohne dass ich je eine Zelltheilung angetroffen hätte. Wenn die Membrana propria die letzten Berührungspunkte mit der Muscularis aufgiebt, schließen die genannten Zellen den abgelösten gelben Körper ringsum ein und bilden einen vollständigen, mehrschichtigen Cylinder. Es handelt sich hierbei nicht um ein Gewebe, sondern um ein Konglomerat einzelner Zellen. Die nun aus ihren Nestern ausbrechenden Imaginalzellen schieben sich zwischen ihnen hindurch (Fig. 6), breiten sich auf der Larvenmuscularis aus und verdrängen dabei jene Zellen von hier. Nachdem die neue Epithelschicht geschlossen ist, hebt sich der gesammte Darminhalt von der Oberfläche der Epithelzellen ab und schrumpft stark zusammen, wird großentheils resorbirt. Mit dem von der Membrana propria umhüllten centralen Körper heben sich auch die soeben beschriebenen, kleinkernigen Zellen, welche nun im Querschnitte mehr oder weniger deutlich die Form tangential gerichteter Spindeln zeigen, ab und fallen wie jene der Zerstörung anheim (Fig. 8 und 9 *sz*). Der von der Membrana propria zu einem soliden Strange zusammengehaltene gelbe Körper wird also außen von einem protoplasmatischen Mantel umgeben, welcher aus den Trümmern der genannten Zellen besteht, und in welchen gelegentlich auch einzelne abgestoßene Epithelzellen des neuen Mitteldarmes gelangen (Fig. 8 und 9). Zwischen der Muscularis und der Membrana propria der fressenden Larve sind Zellen nicht anzutreffen; daher können die spindelförmigen Zellen nicht von bereits am Orte vorhandenen Zellen abstammen, sondern müssen von anderwärts in die sich bildenden Lücken hineingekommen sein. Dafür spricht auch noch der Umstand, dass Zelltheilungen in diesem Gebiete trotz ihrer schnellen Vermehrung niemals wahrgenommen worden sind. Da nun andererseits diese Zellen dem Untergange geweiht sind, kann es sich wohl nicht gut um eine Neubildung handeln. Ich möchte meinerseits diese Zellen für eingewanderte Mesodermzellen halten und mich dabei einer Ansicht anschließen, die VAN REES[1] für ganz ähnlich liegende, ähnlich aussehende und eine ähnliche Rolle spielende Zellen bei Musca ausgesprochen hat. In einer Beziehung liegen bei Tenebrio molitor die Verhältnisse absolut klar: von den Imaginalzellen des Mitteldarmes können die spindelförmigen Zellen nicht herrühren, denn die Imaginalzellen entstehen mit diesen gleichzeitig, jene sind noch vollständig in der Membrana propria eingeschlossen, wenn diese schon in reicher Menge vorhanden sind[2]. Aus dieser räumlichen Trennung folgt auch, dass sie nicht von denselben Zellen abstammen können, von denen die Imaginalzellen herzuleiten sind. Die spindelförmigen Zellen müssen bei Tenebrio molitor also nothwendig von außen in den Binnenraum des Darmes hineingelangen. Das aber ist leicht möglich, da ja in und auf der Muscularis Mesodermzellen stets anzutreffen sind.

Wenn sich der centrale Körper von dem neuen Epithel abhebt, stellt sich zwischen beiden eine homogene, wasserhelle Flüssigkeit ein, welche sowohl durch Wärme, als auch durch Reagentien zum Koaguliren gebracht werden kann.

Die Umwandlungen der letzten Gewebsschicht des Mitteldarmes, der Muscularis, liegen eigentlich außerhalb des Rahmens meiner Untersuchung. Ich will indessen doch über das Wenige kurz Bericht erstatten, was mir so nebenbei aufgefallen ist. Die Muscularis ist in den ersten Tagen der Metamorphose wesentlich dicker als in der fressenden Larve, da der Mitteldarm ja viel kürzer und dünner geworden ist. Die einzelnen Muskelbündel liegen in Folge dessen auch näher an einander. Äußerlich tritt in den Muskelfasern etwa bis zum sechsten Tage kaum eine merkliche Veränderung ein. Sie bilden mit einander nach wie vor eine feste, widerstandsfähige Schicht. In der Längsansicht finden wir noch eine deutliche Querstreifung. Ja, diese Querstreifung tritt oft besser hervor als in funktionirenden Muskeln; und das ist vielleicht ein äußeres Zeichen für den inneren Zerfall, denn dieser hat in der That schon begonnen, wie eine Betrachtung der Querschnittsbilder lehrt. Die in Querschnitten der normalen Darmmuskeln leicht erkennbaren COHNHEIM'schen Felder, welche eine radiale Anordnung der Fibrillen zeigen, fangen etwa mit dem vierten oder fünften Tage an ihre Deutlichkeit zu verlieren und sind bald gar nicht mehr zu unterscheiden. Am siebenten Tage sind unregelmäßig vertheilte Granula an ihre Stelle getreten. An den relativ kleinen Muskelkernen ist keine Veränderung zu bemerken.

---

[1] VAN REES, l. c. p. 70. »Der ganze innere Epithelschlauch sammt einer Anzahl von kleineren Zellen, die ich als Bindegewebe zu deuten geneigt bin, wird nach dem Lumen zu abgestoßen.«

[2] KOWALEVSKY meint, die spindelförmigen Zellen bei Musca scheinen von den Imaginalinseln abzustammen. a. a. O.

Etwa 40 Stunden vor dem Ausschlüpfen der Puppe ist das Imaginalepithel schon fertig. Die prismatischen Zellen sind ungefähr doppelt so hoch wie breit. An ihrer Basis befinden sich bereits die oben geschilderten Gruppen kleiner Zellen embryonalen Charakters, die Anlagen der Krypten des Käferdarmes. Noch immer bildet die Larvenmuskulatur eine zusammenhängende Schicht. Sie hat also als eine feste, schützende Hülle den zartesten Bestandtheil des Mitteldarmes, das Epithel, während der ganzen Zeit des Abbruchs und Wiederaufbaues umschlossen. Jetzt, nachdem das neue Epithel zu einer soliden Schicht herangewachsen ist, hat auch die Larvenmuskulatur ihre Rolle ausgespielt. Es beginnt nun der bereits innerlich vorbereitete Zerfall der Muscularis, als einer zusammenhängenden Gewebsschicht. Diese Zerstörung der gesammten Mitteldarmmuskeln ist in ungefähr 1½ Tagen vollendet. Unmittelbar nach der Abstreifung der letzten Larvenhülle, also in der jungen Puppe, finden wir den lediglich durch das Epithel repräsentirten Mitteldarm, der nur von einer dünnen, granulösen, aber sonst strukturlosen Protoplasmazone mit eingemischten Muskelkernen umgeben ist. Wie diese Auflösung der Muscularis vor sich gegangen, habe ich nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt. Typische Körnchenkugeln sind jedenfalls nicht vorhanden. In dieser körnigen Schicht treten auch nach etwa zwei Tagen die ersten Muskelfasern des Imagodarmes auf, ohne dass ich über ihre ersten Anfänge etwas Bestimmtes auszusagen vermöchte. Wahrscheinlich liegen hier, da die Muskelkerne erhalten bleiben, ähnliche Verhältnisse vor, wie sie KOROTNEFF bei Tinea vorgefunden und beschrieben[1] hat. Nach diesem Forscher gehen nur die Muskelfibrillen der Larve zu Grunde, nicht aber die

---

[1] KOROTNEFF, Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biologisches Centralblatt. Bd. XII. 1892.

Muskelzellen. Letztere überdauern die Umwandlung und bilden später die neuen Fibrillen der Imago.

Wir haben nun alle drei Gewebsschichten des Mitteldarmes bis zu dem Momente verfolgt, in dem die letzte Larvenhaut abgestoßen wird und die Puppe ans Tageslicht tritt. Die weiteren Veränderungen des Mitteldarmes sind im Vergleich zu den bereits überstandenen recht einfache, wennschon die Zeit der Metamorphose erst zur Hälfte verstrichen ist.

Obgleich wesentliche Veränderungen im Mitteldarmepithel überhaupt nicht mehr vorkommen können, da das Käferepithel bereits vollständig gebildet ist und die Krypten wenigstens angelegt sind, sieht dasselbe in der jungen Puppe doch ganz anders aus als wenige Stunden vorher in der Larve. Gleichzeitig mit der Abstoßung der letzten Larvenhaut scheint die schon durch und durch morsche Muscularis des Mitteldarmes ihren letzten Halt zu verlieren und in Trümmer zu zerfallen. Nicht ganz unwahrscheinlich ist es, dass dieser Effekt durch die heftigen Kontraktionen des Hautmuskelschlauches herbeigeführt wird, welche die Puppe nothwendig ausführen muss, um sich der Larvenhaut zu entledigen. Die Folge der Beseitigung der zusammenhaltenden Larvenmuskulatur ist, dass die nunmehr freien, bisher prismatischen Epithelzellen den Gesetzen der Elasticität folgend die isodiametrische Form anstreben, kürzer und breiter werden, bis sie mehr oder weniger kubische Gestalt erlangt haben. Das Darmlumen wird dadurch beträchtlich erweitert. Die winzigen, jungen Kryptenzellen schmiegen sich dem Epithel möglichst dicht an und breiten sich als einschichtige kleine Inseln auf dem Epithelcylinder aus, ohne indess eine zusammenhängende Schicht zu bilden, so dass das Epithel an vielen Stellen zweischichtig zu sein scheint (Fig. 10). Dem vergrößerten Darmumfange entsprechend ist die periphere, von der Larvenmuscularis herrührende, körnige Protoplasmaschicht bedeutend dünner geworden.

In den Kryptenzellen finden unausgesetzt Zelltheilungen statt. Bald bilden diese Zellnester kleine solide Zellhaufen, die Anfangs wie Knöpfchen dem Epithelcylinder aufsitzen und in kurzer Zeit beträchtliche, noch immer solide Erhebungen darstellen. Bald, nachdem sie als Erhebungen auf der Darmoberfläche sichtbar geworden sind, wird der Mitteldarm mit Muskelfasern übersponnen, und zwar so, dass die Stränge zwischen den ziemlich genau in Längs- und Querreihen angeordneten Divertikeln hinziehen. Die eigentlichen Epithelzellen wachsen schnell zu einem hohen Palissadenepithel aus und weichen dabei ganz allmählich unter jedem Häufchen junger Zellen etwas aus einander, so dass wir nunmehr wirkliche Ausstülpungen des Darmhohlraumes antreffen, an deren blinden Enden die »Kryptenzellen« liegen. Diese Aussackungen werden noch beträchtlich größer. Ihre Länge kommt beim Käfer etwa dem sechsten Theile des Darmdurchmessers gleich, wenn der Darm leer ist. Die Zellen, welche schließlich die seitlichen Wandungen jedes Blindsackes bekleiden, gleichen den Epithelzellen des Darmlumens, während jene kleinen Zellen jugendlichen Charakters lediglich auf das äußerste Ende desselben beschränkt bleiben und hier Zellkomplexe von wechselnder Form bilden (Fig. 11).

Wir sahen, dass die Anlage der Krypten bei Tenebrio molitor in der Puppe genau eben so erfolgt wie bei Hydrophilus piceus in der Embryonalentwicklung. Wenn die junge Hydrophiluslarve die Eischale verlässt, sind die Mitteldarmdivertikel auch noch solide Zellkügelchen, die dem Darme außen aufsitzen. Das eigentliche Mitteldarmepithel bildet dann noch einen geschlossenen Cylinder. Das Lumen des Darmes ist mit Dottermassen angefüllt. Wenn diese Nahrungsvorräthe am zweiten oder dritten Tage auf die Neige gehen, weichen die Epithelzellen unter den Keimcentren aus einander, und der nun vorhandene Blindsack wächst in die Länge.

Die Membrana propria des Mehlkäfers ist im Vergleich zu derjenigen der Larve sehr dünn. Sie tritt auch ziemlich spät deutlich erkennbar hervor. Ich habe sie erst wahrnehmen können, als die Divertikel nahezu ihre definitive Länge erreicht hatten, und dann auch nur an zerrissenen Divertikeln, wo sie frei gelegt worden war.

Etwa drei Tage vor dem Ausschlüpfen des Käfers (unter der Voraussetzung einer 16tägigen Verwandlungszeit) ist der Mitteldarm vollständig fertig.

Den entsprechenden Vorgängen im Vorder- und im Enddarm
7 habe ich nur gelegentlich meine Aufmerksamkeit zugewandt. Die postembryonalen Umwälzungen sind in den ektodermalen Darmabschnitten wesentlich geringer als im entodermalen. Die Ablösung der chitinösen Intima von der Matrix ist das erste Anzeichen der beginnenden Revolution. Die leistenförmigen Längsfalten des Epithels flachen sich ab, und bald zeigt sich die Epithelschicht im Querschnitte mehr oder weniger kreisrund. Nur ganz vorn, wo der Ösophagus der Larve in Folge einer ins Lumen vorspringenden, breiten, prismatischen Längsfalte einen U-förmigen Querschnitt darbietet, bleibt auch während der Verwandlung der Querschnitt lang-

elliptisch. Ich habe den Vorderdarm nie ohne Epithel gesehen. Die Neubildung des Vorderdarmepithels geschieht von hinten nach vorn. Wiederholt habe ich Bilder angetroffen, die dem von KOWALEVSKY für den Vorderdarm der Musciden wiedergegebenen vollständig ähnlich sind. In KOWALEVSKY's Abbildung sieht man, wie das neue Epithel vom vorderen Imaginalring ausgeht und die alte Matrix gleichsam überfluthend sich im Ösophagus allmählich vorschiebt. Die jungen Zellen heben sich in gefärbten Präparaten durch die intensivere Färbung deutlich von den larvalen ab. Ein so starker Größenunterschied zwischen beiden wie bei Musca besteht indess bei Tenebrio nicht. Die alten Zellen scheinen von den jungen resorbirt zu werden, denn ich habe nirgends wesentliche Überreste der immerhin beträchtlichen Epithellage des Larvenvorderdarmes bemerkt.

Obwohl ich nun ganz sicher erkennen konnte, dass die Neubildung des Vorderdarmepithels von seinem hinteren Ende ausgeht, war es mir jedoch unmöglich bei Larven in Längsschnitten einen deutlich differenzirten Imaginalring aufzufinden, wie ihn für Musca und deren Verwandte GANIN, KOWALEVSKY und VAN REES geschildert haben. Die Einstülpung des Vorderdarmes in den Anfang des Mitteldarmes, welche bei Musca bei Beginn der Verpuppung ausgeglichen wird, bleibt bei Tenebrio zeitlebens bestehen. Wir finden also bei ihm jederzeit an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm eine Strecke, welche (um mit GANIN's Worten zu reden) drei Wandungen hat. Während nun bei der Larve von Musca an der Übergangsstelle von der mittleren in die äußere Wandung eine scharf abgehobene Zone jugendlicher Zellen, ein Imaginalring, liegt, ist etwas Ähnliches bei dem noch fressenden Mehlwurm nicht sichtbar. Dagegen finden wir auch bei Tenebrio in der Zeit der Bildung des Vorderdarmepithels an der hinteren Grenze des Vorderdarmes sehr zahlreiche Karyokinesen, also eine Zone lebhafter Zelltheilung. Der Ort, wo man die Mehrheit der Kerntheilungsfiguren erblickt, ist aber nicht die Übergangsstelle von der mittleren in die äußere Wandung (wie bei Musca), sondern diejenige von der inneren in die mittlere. Von hier aus nehmen die karyokinetischen Figuren nach vorn zu sehr bald an Häufigkeit ab. Ein ringförmiger Regenerationsherd ist also auch bei Tenebrio an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm vorhanden, nur tritt er morphologisch, selbst an gefärbten Schnitten, nicht deutlich hervor.

Vom Enddarm habe ich nur die Verwandlung des ersten Theiles verfolgt; für sie gilt das über den Ösophagus, namentlich über den Imaginalring Gesagte fast wörtlich.

VI. Vergleichsthiere.

Wennschon mein besonderes Interesse dem Mehlwurm zugewandt war, so habe ich doch auch von anderen Käfern einige Stadien aus der Verwandlungsperiode studiren können, und zwar bei Tribolium ferrugineum, Hydrophilus piceus, Cetonia aurata und Crioceris lilii. Zwar handelt es sich bei diesen Käfern nicht um lückenlose Reihen von Präparaten, die den Darm durch alle Entwicklungsphasen verfolgen, wie ich sie für Tenebrio hergestellt habe, sondern meist nur um isolirte Stadien, wie sie der Zufall mir in die Hände gespielt, die für sich allein fast werthlos sind, als Illustrationen zu der Tenebrioentwicklung jedoch großen Werth haben, in so fern sie das bei Tenebrio Gesehene eben bestätigen oder nicht bestätigen. Die betrachteten Präparate der genannten Käfer lassen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die Regeneration des Mitteldarmes bei ihnen eben so vor sich geht wie bei Tenebrio molitor.

Tribolium. Gerade als ich mit der Herstellung der Präparate über den Mehlwurm (Herbst 1893) beschäftigt war, siedelten sich in einem der großen Töpfe, welche der Kultur des Mehlwurms im zoologischen Institute zu Berlin dienen, einige Exemplare des nahe verwandten Tribolium ferrugineum F. an. Die Aufstellungen der Kulturen im warmen Zimmer und noch dazu in der Nähe des Ofens machte die Thiere von der äußeren Temperatur ziemlich unabhängig, so dass ich im Frühjahr 1894, als die Tenebriountersuchungen bereits abgeschlossen waren, Larven, Puppen und Käfer in hinreichender Zahl vorfand. Tribolium ist in allen drei Lebensabschnitten eine Miniaturausgabe des Tenebrio. Die Ähnlichkeit ist so groß, dass man junge Mehlwürmer nur schwer von halb erwachsenen Triboliumlarven unterscheiden kann. Das beste Kennzeichen bilden die vereinzelten Haare, mit denen die letzteren besetzt sind. Das Mitteldarmepithel der Larve von Tribolium ist im Verhältnis zur Größe des Thieres nicht ganz so hoch wie bei Tenebrio; es bildet auch hier ein typisches Palissadenepithel. Die jungen Zellen sind wie beim Mehlwurm zwischen den Basen der funktionirenden Darmzellen eingekeilt. Die Tunica propria hat dieselben nach innen vorspringenden Leisten wie bei Tenebrio. Die Epithelzellen und auch die Keimzellen (Epithelmutterzellen) sind bei dem nur 3 mm messenden Tribolium absolut genommen viel kleiner als bei Tenebrio, im

Verhältnis zum Darmdurchmesser jedoch viel größer zu nennen, so dass die Zahl der Zellen, die man auf einem Querschnitt erblickt, bei Tribolium außerordentlich klein ist gegenüber derjenigen bei Tenebrio. Desshalb haben die relativ großen Epithelmutterzellen bei Tribolium auch nicht mehr Platz in den winzigen Buchten, die die Membrana propria bildet. Sie liegen in kugeligen Nestern von vier bis sechs Zellen zwischen den Basen der Epithelzellen. — Ein zweites Präparat zeigt einen Schnitt durch die in der Verwandlung begriffene Larve kurz vor dem Erscheinen der Puppe. Das neue Mitteldarmepithel ist bereits fertig und wird von schönen, großen, intensiv färbbaren Zellen gebildet. Im Lumen des Darmes findet sich der von einer stark lichtbrechenden Membran eingehüllte gelbe Körper. An den Falten dieser noch deutlicher als bei Tenebrio hervortretenden Membran erkennt man ohne Weiteres die Tunica propria der Larve. Das geschilderte Stadium entspricht der Abbildung Fig. 8 von Tenebrio.

Hydrophilus. Der Mitteldarm der carnivoren Larve von Hydrophilus piceus weicht in seinem gesammten Bau wesentlich von dem Mitteldarm des Mehlwurms ab. Er ist in seiner ganzen Länge mit großen Blindsäcken besetzt, die in ihrem distalen Ende ein Aggregat jugendlicher Zellen einschließen. Der größere Theil der Blindsackwandungen ist mit Zellen bekleidet, die den Epithelzellen im Mitteldarm selbst vollständig gleichen. Das Epithel ist einschichtig. Zwischen den Basen der Epithelzellen gelegene Mutterzellen, wie solche bei Tenebrio und Tribolium anzutreffen waren, fehlen ganz; hier sind eben die jungen Zellen, deren Beruf ist im Larvenleben die Epithelzellen des Darmes zu ergänzen und in der Zeit der postembryonalen Verwandlung ein ganz neues Imagoepithel zu bilden, auf eine nicht sehr große Zahl von Keimcentren, auf jene Darmdivertikel, die sogenannten »Krypten« beschränkt. Die Tunica propria, welche bei dem Hydrophiluskäfer eine ansehnliche Dicke erlangt, ist in der Larve sehr zart. Die Ring- und Längsmuskulatur bildet keine so feste Schicht wie die Muscularis der Tenebrionidenlarven. Wir finden vielmehr ein ziemlich lockeres Geflecht von Muskelsträngen vor, dessen Lücken durch Bindegewebe ausgefüllt sind. Den ganzen Mitteldarm umgiebt eine strukturlose Membran, welche die einzelnen Divertikel distan berührt. Dem Hydrophiluskäfer fehlt diese Membran.

Bei Beginn der Verwandlung gelangen die im Blindsack befindlichen Epithelzellen durch die Mündung desselben in das Lumen des

Darmes und verlegen hier den bisher trichterförmigen Eingang zu dem Blindsack. Gelegentlich findet man auch noch in dem Theile des Blindsackes, welcher dem Darme zugewandt ist, derartige Zellen angehäuft. Die elliptischen Nester junger Zellen liegen dann außen auf der Muskulatur; sie erscheinen nunmehr ziemlich weit vom eigentlichen Darmepithel entfernt, obgleich sie in Wirklichkeit ihm ein wenig näher gerückt sind. Etwas später sehen wir die Keimcentren im Schoße der Muscularis; der leere Schlauch der sehr zarten Membrana propria, welcher vom Epithel zu ihnen führt und auch sie umhüllt, zeigt noch ihre frühere enge Beziehung zum zerfallenden Larvenepithel an. Bald darauf beginnt der gesammte Epithelcylinder nebst den an den Eingängen der Divertikel versammelten Belagzellen der Blindsackwandung sich von der Muscularis abzuheben. Wir sind damit bei einer Entwicklungsstufe angelangt, die etwa der Fig. 5 bei Tenebrio entspricht. Bis hierher reichen die Präparate von Larven, welche ich mir im Sommer 1894 selbst herangezogen hatte. Es folgt nun in der Reihe meiner Hydrophiluspräparate der bedeutende Sprung bis zu dem Mitteldarme der soeben ausgeschlüpften Puppe.

Schon im Sommer 1893 hatte das zoologische Institut von der Linnaea in Berlin für mich drei Hydrophiluspuppen behufs Untersuchung des Darmes erworben. Histologisch waren dieselben leidlich gut erhalten. Sie hatten nur den einen Mangel, dass sie nämlich alle drei ein und dasselbe Entwicklungsstadium repräsentirten, denn sie waren sämmtlich unmittelbar nach der Abstreifung der Larvenhaut konservirt[1] worden. Der Befund macht es sehr wahrscheinlich, dass die Verhältnisse hier denen bei Tenebrio gleichen, dass also die Membrana propria am distalen Ende der Blindsäcke reißt und über die Krypten hinweggleitet, so dass auf diese Weise die Komplexe der jungen, theilungsfähigen Zellen, die Keimcentren, nach außen gelangen. Das Eine aber kann man nach der Betrachtung der Histologie des Larvendarmes a priori behaupten: wenn auch jedenfalls ein Durchbruch der jugendlichen Zellen durch die Membrana propria wie bei Tenebrio molitor stattfindet, die begleitenden Umstände müssen ganz andere sein. Bei dem Mehlwurm hatte der feste Muskelcylinder in letzter Linie den Zweck, die Entstehung jener flaschenartigen Säckchen der Membrana propria, in denen die neuen Keimcentren sich bildeten, zu ermöglichen. Bei Hydrophilus ist er nicht vorhanden, aber auch nicht nöthig. Die flaschenförmigen Divertikel bringt die Larve mit Inhalt bereits mit. Bei Tenebrio kann man also drei verschiedene Generationen von Keimcentren unterscheiden: 1) die der Regeneration des Larvenepithels dienenden, 2) die bei der postembryonalen Entwicklungsperiode die Membrana propria durchbrechenden und 3) die im Käfer die Regeneration des Epithels besorgenden Keimcentren. Bei Hydrophilus sind die beiden ersten Generationen zu einer einzigen zusammengefasst.

---

[1] Von Herrn Dr. Müller, dem Leiter der Linnaea, erfuhr ich, dass die Puppen in heißem Alkohol getödtet, in allmählich verstärktem Alkohol nachgehärtet und in etwa 80%igem Alkohol aufgehoben worden waren.

In dem Mitteldarm der frischen Puppe von Hydrophilus finden wir im Wesentlichen dasselbe wie in der Mehlkäferpuppe: Das junge Epithel ist etwa kubisch, die Kryptenzellen schmiegen sich flach dem Epithelcylinder an; die alte Muscularis ist bereits wie dort zerfallen, und nur eine Trümmerzone umgiebt noch den in der Neubildung begriffenen Darm. Der gelbe Körper erscheint aber etwas anders als bei Tenebrio. Zwar sehen wir auch hier die Membrana propria des Larvendarmes abgestoßen im Lumen liegen, aber sie besitzt wegen ihrer geringen Dicke auch nur eine geringe Festigkeit. Man kann nicht einmal recht erkennen, ob sie Löcher behalten hat oder nicht. Sie zieht als eine unregelmäßig zusammengeknitterte dünne Membran unweit des jungen Epithels hin, so dass ihr Binnenraum sehr groß bleibt. Dieser ist angefüllt mit einer schwach färbbaren protoplasmatischen Masse, die jedenfalls von den larvalen Epithelzellen herrührt, welche aber nur vereinzelte Kerntrümmer enthält. — Andere Entwicklungsstadien von Hydrophilus habe ich nicht untersucht.

Crioceris. In Präparaten von der Puppe des auf Lilium bulbiferum so häufigen Lilienhähnchens Crioceris lilii fand ich im Lumen des Mitteldarmes einen von der derben Membrana propria der Larve umhüllten gelben Körper.

Cetonia. Die Membrana propria der Larve ist wellig. Die Keimcentren liegen in kugeligen Säckchen, die die Membrana propria bildet, unterhalb des Epithels. Bei Beginn der Verwandlung wird der Darm entleert und ziehen sich die Muskeln des Darmes stark zusammen. Die Membrana propria bildet nun nicht große, nach innen vorspringende Falten wie bei Tenebrio, sondern die flach wellige Haut schiebt sich unter Beibehaltung ihrer Lage so zusammen, wie etwa die Wandung eines gefüllten und darauf entleerten Blasebalges oder einer Harmonika. Schnitte zeigen uns dann eine

Schlangenlinie mit eng an einander liegenden Windungen. In der Puppe findet sich neues Epithel und ein von dieser Membran umgebener gelber Körper. Da bei Cetonia, eben so wie bei Hydrophilus der Imagodarm sehr viel länger als der Larvendarm ist, so ist die noch dazu stark zusammengezogene Stützmembran des Larvendarmes auch nur in einem relativ kleinen Theile des Imagomitteldarmes anzutreffen.

Ich möchte hier noch einmal ganz ausdrücklich hervorheben, dass ich von den vier zuletzt genannten Käfern nur einzelne Entwicklungsstadien gesehen habe. Wenn ich nun sage, es scheine bei diesen Thieren der besprochene Vorgang der Epithelneubildung ein ganz ähnlicher wie bei Tenebrio zu sein, so ist das eben lediglich ein Schluss nach Analogie.

Die untersuchten Käfer gehören recht verschiedenen Familien an: Tenebrioniden, Hydrophiliden, Lamellicorniern und Chrysomeliden. Die geschilderte Art der Neubildung des Mitteldarmepithels scheint also eine gewisse Verbreitung zu haben. Die Abstoßung der Membrana propria und die Durchwanderung der Epithelzellen sind immerhin auffallende Vorgänge, die erst durch die Erkenntnis ihrer Nothwendigkeit das Befremdende, welches ihnen anhaftet, verlieren können.

Warum wird nun die larvale Membrana propria abgestoßen und eine neue imaginale gebildet?

In den folgenden Zeilen soll wenigstens einmal der Versuch, eine Antwort auf diese Frage zu geben, gemacht werden. Bei den holometabolen Insekten ist häufig der Darm der Imago vom Darme der Larve wesentlich verschieden sowohl hinsichtlich des allgemeinen Bauplans, wie der Länge. Ich will hierbei nur auf die Hydrophiliden und Lamellicornier hinweisen. Bei Hydrophilus piceus ist der Käfermitteldarm sechs- bis achtmal so lang wie der Larvenmitteldarm und überdies von ganz anderem Bau. Derartige Umbildungen müssen bei der Metamorphose der Insekten binnen kurzer Zeit bewerkstelligt werden. Die Membrana propria wächst zwar mit der heranwachsenden Larve auch mit; es ist das ein gleichmäßig fortschreitendes, allmähliches Wachsthum; aber die verhältnismäßig feste und oft auch recht dicke Membrana propria mancher Insektenlarven lässt solche starken und fast plötzlich eintretenden Umgestaltungen, wie Divertikelbildungen und Vergrößerungen, welche während der Metamorphose nothwendig werden, nicht gut zu. Sie wird daher als ein Entwicklungshindernis kurzer

Hand eliminirt und durch eine den neuen Verhältnissen angepasste neue Membran ersetzt.

VII. Einige Bemerkungen über die Histologie des Käferdarmes.

Vorder- und Enddarm des Mehlkäfers sind den beiden entsprechenden Abschnitten des Larvendarmes so ähnlich in ihrem histologischen Aufbau und zeigen nur so geringe Abweichungen, z. B. in der Form und Größe der Längswülste, dem Aussehen der Intima und dergleichen, dass ich von einer eingehenden Schilderung Abstand nehme. LEUCKART spricht bei Tenebrio von einem rudimentären Vormagen[1] und meint damit einen kugeligen Hohlraum gegen das Ende des Ösophagus, wie wir ihn bei der Larve dicht hinter dem nervösen Schlundring vorgefunden haben. In diesem Theile des Ösophagus zeichnet sich beim Käfer die Intima durch eine stärkere Bewaffnung mit Chitinzähnen aus, als wir sie sonst irgend wo im Ösophagus antreffen.

Im Mitteldarm finden wir ein einschichtiges Palissadenepithel, welches auf einer sehr zarten Membrana propria steht. Die einzelnen Epithelzellen sind eben so hoch wie bei der Larve. Der Mitteldarm ist durch den Besitz zahlreicher Divertikel ausgezeichnet, welche in Längs- und Querreihen angeordnet sind. Die an der Mündung solcher Seitentaschen stehenden Epithelzellen werden in ihrer unteren Hälfte stark zusammengedrängt, so dass dieselben mehr oder weniger die Form einer Retorte erhalten. Die Epithelzellen, welche innerhalb der Divertikel die Wandungen derselben bekleiden, passen sich natürlich den vorhandenen Raumverhältnissen an, so dass man kaum von einer konstanten Form reden kann. Über die Formen des Porensaumes gilt das bei der Larve Gesagte auch hier. Der Kern liegt stets der Basis näher als dem proximalen Zellpole. Die regenerativen Zellen, welche an den blinden Enden der Divertikel liegen, bilden umfangreiche Nester von wechselnder Form.

Die Muscularis wird von zwei weitmaschigen, lockeren Systemen von Muskelfasern gebildet: Ringmuskeln und Längsmuskeln. Manchmal wird es dem Beobachter schwer an einem einzelnen Querschnitt zu entscheiden, welches beider Systeme außen, und welches innen liegt. Unsere Fig. 11 zeigt z. B. solch ein unklares Bild der

---

[1] LEUCKART in WAGNER's Zootomie. 1843. Bd. II. p. 65: »Ein rudimentärer Vormagen ist viel verbreiteter als man gewöhnlich annimmt. Er findet sich z. B. bei Coccinella, Tenebrio, Lucanus a. A.«

Muscularis. Die Längsmuskeln scheinen in diesem Querschnitte dem Epithelcylinder näher zu liegen als die Ringmuskeln, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist, wie eine Betrachtung mehrerer Querschnitte, vor Allem aber ein Blick auf die ganz junge Muscularis in der Puppe zeigt. In dem abgebildeten Darm sind offenbar die Längsmuskeln stark kontrahirt und die Ringmuskeln schlaff.

Bei der Betrachtung der Nester junger Zellen in den Mitteldarmdivertikeln ergiebt sich unmittelbar die Frage nach dem Zwecke derselben. So möchte ich denn bei dieser Gelegenheit ganz leicht das Kapitel der Epithelregeneration streifen, ohne mich jedoch auf mehr als eine Skizze des objektiven Befundes einzulassen. Mir scheinen die von Basch[1] bei Blatta und später von Frenzel bei den Insekten ganz allgemein »Kryptenzellen« genannten Zellennester lediglich Regenerationsherde des Epithels darzustellen, sei es, dass sie der successiven Ergänzung des secernirenden Epithels dienen, sei es, dass sie einen Bestand jugendlicher, theilungsfähiger Zellen bilden, die aus der Zeit des embryonalen Lebens für spätere Entwicklungsperioden aufgespart wurden. Ich habe in den funktionirenden Epithelzellen bei der Larve von Tenebrio molitor, wie bei dem Käfer niemals eine indirekte oder direkte Kerntheilung bemerkt. Zellenvermehrung fand nur in den Krypten statt. Die Zellen, welche bei der Larve an der Basis der Epithelzellen liegen, deren vollständiger Zweck und nicht etwa nur eine einzelne Eigenschaft durch Frenzel's Namen: »Epithelmutterzellen« charakterisirt ist, sind in jeder Beziehung den Zellen gleichwerthig, welche an den blinden Enden der Darmdivertikel des Käfers als Kryptenzellen gelegen sind. Der genetische Zusammenhang beider ist bereits geschildert: aus der Reihe der Epithelmutterzellen der Larve treten einige, die Urzellen des Käferdarmepithels, hervor und bilden durch fortgesetzte Theilung das erste Mitteldarmepithel des Käfers. Während diese Zellen selbst noch embryonalen Charakter besitzen, ziehen sich einzelne von ihnen in den Hintergrund zurück und bewahren hier eben als Kryptenzellen diesen Charakter. Die Komplexe der Kryptenzellen haben nun beim Mehlkäfer sehr mannigfaches Aussehen. Kalottenartig, wie sie beim Hydrophiluskäfer stets sind, finden wir sie sehr selten. In der Fig. 11 sind drei solcher Zellhaufen abgebildet; aber keiner gleicht dem anderen. In jedem derartigen Zellenneste finden wir ein Gebiet, welches meist dem distalen Pole des Blindsäckchens nahe liegt, in dessen Umgebung karyokinetische Figuren häufig anzutreffen sind; in den übrigen Theilen desselben Nestes werden sie seltener oder fehlen gänzlich. In diesem Mittelpunkte der Zellvermehrung und seiner nächsten Nachbarschaft sind Zellgrenzen gar nicht sichtbar. Wir bemerken ziemlich dicht liegende Kerne in einer protoplasmatischen Grundsubstanz. Je mehr wir uns der Peripherie dieser Zellkomplexe nähern, um so mehr werden die einzelnen Zellen als solche erkennbar. Die Grenze zwischen den Epithelzellen an der seitlichen Wandung der Divertikel und dem Keimlager ist zuweilen auf ganze Strecken vollständig verwischt. Es sieht so aus, als ob von Zeit zu Zeit Sektionen junger Zellen aus der Keimregion in die Reihen der eigentlichen Epithelzellen übertreten. Dafür spricht auch die wunderbare Form mancher Keimkomplexe. Werfen wir einen Blick auf Fig. 11, die keineswegs in der Absicht gezeichnet worden ist, bei dieser Betrachtung als Belegstück zu dienen, so scheint es doch, als ob auf der linken Seite des mittleren Blindsackes die Grenze des Keimcentrums vor gar nicht langer Zeit zurückgewichen ist, und als ob sich dadurch eine Gruppe junger Zellen zu den Epithelzellen gesellt hat. Auf der linken Seite des linken Divertikels scheint ein solcher Übertritt vorbereitet zu werden. Jedenfalls zeigen die Kerne an dieser Stelle verglichen mit den übrigen Kernen des Zellennestes gewisse Unterschiede in der Größe, in der Färbbarkeit und dergleichen. H. E. Ziegler und vom Rath[1] haben bei Periplaneta deutlich den Übergang von den kleinen dunkel tingirten Zellen der Krypten zu den großen sekrethaltigen Zellen des übrigen Epithels beobachtet.

---

[1] Basch, Untersuchungen über das chylopoetische und uropoetische System der Blatta orientalis. Sitzungsber. der math.-naturw. Klasse der Akad. Wien. XXXIII. 1858.

Mit H. E. Ziegler, vom Rath, Oudemans[2], Bizzozero[3] u. A. möchte ich die Krypten nicht als Drüsen ansehen, sondern sie einzig und allein für Regenerationsherde des Epithels halten.

VIII. Schluss.

Es liegt für uns nun nahe, hier einen Vergleich der beobachteten Daten aus der postembryonalen Entwicklung des Tenebrio und der wiederholt bestätigten Thatsachen aus derselben Entwicklungsperiode der Musciden anzustellen. Die Ähnlichkeit in den Bildern, welche das Mikroskop uns zeigt, ist eine überraschende. Es scheint fast, als ob sich erst in der Deutung des Gesehenen manche Divergenzen eingestellt haben. Ich will indess hierüber mein Urtheil noch aussetzen, bis einigermaßen hinreichendes Beobachtungsmaterial vorliegt, und hier lediglich die übereinstimmenden und die abweichenden Momente aus der Metamorphose des Mitteldarmes bei den Musciden und dem Tenebrio in aller Kürze hervorheben.

---

[1] H. E. Ziegler und O. vom Rath, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

[2] Oudemans, Beiträge zur Kenntnis der Thysanura u. Collembola. Amsterdam.

[3] a. a. O.

Nach Kowalevsky sind im Mitteldarme der Muscidenlarven von frühester Jugend an kleine subepitheliale Inseln embryonaler Zellen, welche später das Käferepithel bilden, vorhanden; nach Ganin treten diese Zellen erst kurze Zeit vor der Verpuppung auf. Im Darme der Larve von Tenebrio sind die regenerativen Zellen, von welchen auch das Käferepithel in letzter Linie abstammt, ebenfalls in ganz jungen Larven schon zu finden. Aber diese regenerativen Zellen bilden nicht ohne Weiteres selbst später das imaginale Epithel, sondern aus ihnen gehen erst bei Beginn der Verwandlung als differente Gebilde die definitiven Epithelzellen des Käfers hervor.

Die Umwälzungen beginnen in beiden Fällen mit einer energischen Kontraktion der Muscularis, deren mechanische Folge die Abhebung des alten Mitteldarmepithels ist. Weismann und Ganin sahen, dass der gelbe Körper von einer hyalinen Membran umgeben ist, und meinten, dass die abgestoßenen, alten Epithelzellen, die ohne irgend welchen Gewebscharakter im Lumen des Darmes einzeln und durch einander gewürfelt liegen, als ein gemeinsames Werk diese »Cyste« abscheiden. Ganin giebt in seiner Abhandlung sogar den Zeitpunkt an, in dem diese Ausscheidung fertig ist. Kowalevsky und Lowne erwähnen, wenn ich mich recht erinnere, die Cyste überhaupt nicht. Van Rees spricht einmal von einer solchen, ohne irgend wie auf dieses doch immerhin merkwürdige Gebilde weiter einzugehen.

Wie bei den Musciden ist auch bei Tenebrio der gelbe Körper von eigenthümlichen, kleinen, spindelförmigen Zellen umgeben. Kowalevsky leitet sie von den Imaginalinseln ab; van Rees hält diese Herkunft nicht für wahrscheinlich, sieht die Zellen vielmehr für Mesodermzellen an. Bei Tenebrio liegt die Unmöglichkeit ihrer Abstammung von den Imaginalcentren klar auf der Hand. In beiden Fällen gehen diese Zellen der Zerstörung entgegen.

Bei den Musciden wird die Larvenmuscularis in ganz kurzer

Zeit durch Phagocyten abgebrochen; bei Tinea (Korotneff) und Tenebrio unterliegen die Muskeln einem allmählichen Verfall, ohne dass dabei ein aktives Eingreifen beweglicher Zellen nöthig wird. Der erste Weg kann als ein mechanischer bezeichnet werden; die Muskelfibrillen werden durch die Phagocyten zerstückelt und die Stücke (Sarkolyten) fortgetragen. Vom Sarkolemma vermuthen auch Kowalevsky und van Rees, »dass es sich nachher einfach auflöse«. Im zweiten Falle bleiben die gesammten Muskeln an Ort und Stelle, werden aber zum größten Theil zu einer ungeformten, protoplasmatischen Masse aufgelöst. Hier werden wir von einer Zerstörung der Muscularis auf chemischem Wege reden können. Korotneff, der diese Gedanken zuerst angeregt hat, vergleicht, — und ich meine mit Glück, — beide Arten der Muskelvernichtung mit gewissen akuten und chronischen Krankheitsprocessen.

Eine zunächst noch offene Frage ist die nach dem Ursprung der Muskeln des Imagodarmes. Nach Ganin und Korotneff überdauern die Muskelzellen die Umwälzungen und bilden nachher neue Fibrillen. Kowalevsky dagegen glaubt auch die neuen Muskelzellen von den Imaginalinseln ableiten zu können. Das thatsächlich Beobachtete ist aber auch hier so ziemlich das Gleiche bei allen Autoren: Sobald die larvale Muscularis verschwunden ist, bemerkt man in der Umgebung des Epithelcylinders Kerne, deren Zugehörigkeit zu kleinen Zellen bald deutlicher wird. Von diesen kleinen Zellen werden die Fibrillen gebildet. Der strittige Punkt ist also nur der: sind jene Kerne alte oder neue Gebilde.

Meiner Meinung nach überdauert eine größere Zahl von Muskelzellen die allgemeine Revolution; eben so wie eine größere Zahl von Epithelregenerationszellen erhalten bleibt. Aus diesen bildet sich der Epithelcylinder der Imago, aus jenen die Muscularis.

Zum Schlusse möchte ich der angenehmen Pflicht nachkommen, Herrn Geh. Reg.-Rath Prof. F. E. Schulze in Berlin, welcher mich auf diese Untersuchung hingelenkt und dieselbe durch Rath und That gefördert hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Eben so bin ich Herrn Prof. Dr. C. Heider in Innsbruck für das lebhafte Interesse, welches er meinen Arbeiten entgegengebracht hat, zu dauerndem Danke verpflichtet.

Berlin, im April 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

M, geometrischer Mittelpunkt des Darmquerschnittes; *e*, Epithel der Larve, *E*, des Käfers; *mp*, Membrana propria der Larve, *Mp*, des Käfers; *rm*, *lm*, Ring- und Längsmuskeln der Larve, *Rm*, *Lm*, des Käfers; *kz*, Keimzellen, Epithelmutterzellen der Larve; *Kz*, Keimzellen, Kryptenzellen des Käfers; *sz*, spindelförmige Zellen.

Tafel I.

Fig. 1. Membrana propria der Larve.

Fig. 2. Mitteldarmstück eines 7 mm messenden Mehlwurms.

Fig. 3. Mitteldarmstück einer fast ausgewachsenen Larve. Der Darm war der Länge nach aufgeschnitten und nach außen umgeklappt. Vergr. 365.

Fig. 4. Schnitt durch den Mitteldarm bei Beginn der Verwandlung. Die Membrana propria hat sich abgehoben. *a*, Keimzellen des Larvenepithels, die sich differenziren und in Urzellen des Imagoepithels übergehen. Das Larvenepithel *e* zeigt schon Spuren des Verfalls. Zwischen der Muscularis und der abgehobenen Membrana propria treten spindelförmige Zellen (*sz*) auf. Vergr. 365.

Fig. 5. Aus den Urzellen *a* sind durch Theilung die Zellhaufen *b* hervorgegangen. Die Zahl der spindelförmigen Zellen *sz* ist größer geworden. Das Larvenepithel ist als solches nicht mehr zu erkennen. Vergr. 365.

Fig. 6. *c* bezeichnet die soeben entstandenen Zellhaufen (*b*) während des Durchbruches durch die Membrana propria. *d* sind solche aus den Urzellen *a* durch Theilung hervorgegangenen Zellen, die nicht zum Durchbruche gelangen. Vergr. 365.

Fig. 7 zeigt die Durchwanderung der Zellen an einer anderen Stelle in vergrößertem Maßstabe. Vergr. 1050.

Fig. 8. Das Mitteldarmepithel des Käfers (*E*) ist fertig. Die Keimzellen *Kz* sind noch nicht ganz überwachsen, haben sich aber schon wiederholt getheilt. Der gelbe Körper und die spindelförmigen Zellen haben sich vom neuen Epithel abgehoben. *O* ist der Mittelpunkt des excentrisch liegenden gelben Körpers. Der ganze Querschnitt ist elliptisch. Vergr. 365.

Fig. 9. Die Keimcentren *Kz* sind vom Epithel überwölbt. Bei *f* sehen wir einige neue Epithelzellen aus dem Verbande des Epithels wieder austreten und dem gelben Körper sich anschließen. Bei *g* sehen wir solche abgestoßene Epithelzellen bereits im starken Verfall (auch in Fig. 8 sind mehrere Kerne derartiger Zellen zu sehen). Noch bildet die Larvenmuscularis einen festen Cylinder. Vergr. 365.

Fig. 10. Ein Stück Mitteldarm aus der frischen Puppe. Die Larvenmuscularis ist zerstört. Der Darm hat sich stark gedehnt. Dem Epithelcylinder schmiegen sich die Keimzellen flach an. Vergr. 390.

Fig. 11. Stück eines Käfermitteldarmes. Vergr. 390.

Die Eibildung bei Tubularia.

Von

Franz J. Th. Doflein.

(Aus dem Zoologischen Institut Straßburg i/E.)

Mit Tafel II.

Obwohl sich schon eine große Anzahl von Forschern mit dem Gegenstand beschäftigt hat, herrscht doch über die Frage nach der Entstehung des Eies von Tubularia einigermaßen Unklarheit. Während die Entstehung der Keimzellen und dann späterhin die Eireife ausführlich untersucht sind, haben die meisten Forscher sich begnügt, die Bildung des Eies und die damit verbundene Rückbildung der sogenannten »Nährzellen« nur zu streifen; meist haben sie nur eine Ansicht darüber aufgestellt, ohne sie durch genügende Beobachtungen zu stützen.

Zwei Auffassungen stehen sich hier gegenüber. Die einen Forscher nehmen an, dass die Eizelle die umgebenden Nährzellen aktiv auffrisst, sich von denselben »wie eine Amöbe von anderen Organismen ernährt«. Dagegen behaupten Andere eine Auflösung der Nährzellen und eine Aufnahme derselben in flüssigem Zustand. Hand in Hand mit diesen entgegengesetzten Annahmen schwankt auch die Auffassung der sogenannten »Pseudozellen«. Während die Anhänger der Fresstheorie dazu neigen, in ihnen die umgewandelten Kerne der Nährzellen zu erblicken, sehen die anderen Beobachter sie für Plasmaprodukte der Eizelle, für Homologa der Dotterkörner in den Eiern anderer Organismen an. Aber wie oben erwähnt, die wirklichen Beobachtungen sind auf beiden Seiten recht spärliche.

Balfour (80) hat auf Grund einiger Schnitte in seinem Lehrbuch zuerst die Amöbentheorie aufgestellt, ohne sie ausführlich zu begründen oder sie durch überzeugende Abbildungen zu illustriren.

Seine Beobachtungen hat METSCHNIKOFF (86) bestätigt, allerdings nur durch eine ganz kurze Bemerkung und ohne auf die Sache genauer einzugehen. Der Letzte, welcher sich dieser Ansicht anschließt, zugleich der Einzige, welcher sie durch einigermaßen klare verständliche Abbildungen erläutert, ist TICHOMIROFF (87), auf dessen ziemlich unklare Darstellung ich weiter unten öfter zurückkommen werde.

Schon vor BALFOUR hatte CIAMICIAN (79) das Schwinden von Keimzellen zu Gunsten der eigentlichen Eizelle beobachtet; er will gesehen haben, dass das Plasma jener Zellen allmählich schwindet, bis schließlich nur der Kern übrig bleibt, der endlich auch rückgebildet wird. Wie dies geschieht, giebt er nicht an, eben so wenig bildet er irgend etwas Derartiges ab. Er nimmt offenbar eine Ernährung der Eizelle auf flüssigem Wege an. Er beschreibt dann weiter die »Pseudozellen«, eigenthümliche kernähnliche Körper im Eiplasma, für welche er jene Bezeichnung nach KLEINENBERG (72) annimmt; dieser hatte sie für ähnliche Gebilde im Ei von Hydra angewandt. Ihre Herkunft weiß CIAMICIAN nicht zu deuten; er schildert ihre angebliche Entwicklung und beobachtet ihre Theilungen, und homologisirt sie, wohl wegen der Theilungsfähigkeit, nicht mit Dotterkörnern, sondern vergleicht sie mit den »Keimkörnern« LIEBERKÜHN's. Da aber LIEBERKÜHN an der citirten Stelle (56) unter Keimkörnern sowohl ganze Zellen als auch Zellkerne verstanden haben kann, — er untersuchte lebende Spongillalarven und gebraucht an jener Stelle den Ausdruck nur gelegentlich, ohne damit über die Natur jener Gebilde etwas aussagen zu wollen —, so bleibt dieser Vergleich ein leeres Wort. Jedenfalls hält CIAMICIAN die »Pseudozellen« für Produkte des Plasmas der Eizelle.

In den nächsten Jahren folgt für jede Angabe im Sinne der Amöbentheorie sofort irgend eine Arbeit, in welcher dazu Stellung genommen und die Aufnahme der Nährzellen in flüssigem Zustand behauptet wird. WEISMANN (83), welcher in seinem großen Hydroidenwerk sich gegen die Angaben BALFOUR's wendet, thut dies hauptsächlich auf Grund von Vergleichen mit anderen Hydroiden (Pennaria, Coryne). Auch er giebt weder Abbildungen, noch eine genauere Auseinandersetzung. Aber gerade bei der Eibildung der Hydroiden, bei welcher, wie WEISMANN selbst hervorhebt, eine so außerordentliche Variation herrscht, ist ein Schluss aus dem Vergleich von wenig zwingender Beweiskraft.

BRAUER (91 b), welcher mit seiner Darstellung wieder auf TICHO-

MIROFF folgt, schließt sich im Allgemeinen in der Auffassung der Nährzellen und der Pseudozellen an CIAMICIAN und WEISMANN an. Auch er spricht von der Auflösung der Nährzellen, indem der Umriss unregelmäßig wird und der Kern verschwindet. Er wendet sich gegen TICHOMIROFF, der, wie BRAUER annimmt, sich durch das kernähnliche Aussehen der Pseudozellen hat täuschen lassen. Er setzt die letzteren homolog denen des Hydraeies und scheint eine ähnliche Entstehung wie bei diesen anzunehmen. Nun gebraucht er in seiner Arbeit über die Entwicklung von Hydra (91 a) den Ausdruck »Dotterkörner, sogenannte Pseudozellen«; dann spricht er weiter von der »Auflösung der Nährzellen und ihrer Aufnahme als sogenannte Pseudozellen durch die Eizelle«. Er scheint sich also vorzustellen, dass die aufgelöste organische Substanz der Nährzellen sich im Inneren des Eies in der so regelmäßig strukturirten Form der Pseudozellen gleichsam herauskrystallisirt. Mir erscheint diese Ansicht von vorn herein nicht annehmbar; dagegen sprechen besonders die Theilungserscheinungen der Pseudozellen. Ich muss übrigens erwähnen, dass BRAUER diese Bemerkungen nur nebenher macht, und dass er sich mit der Frage nicht intensiver abgegeben hat. Schließlich wäre auch zu seiner Arbeit zu bemerken, dass auch er für das Verhalten der Ei- und Nährzellen und für dasjenige der Pseudozellen keine Abbildungen bringt.

Ich unternahm die Arbeit auf Anregung Professor GOETTE's und habe sie im Zoologischen Institut der Universität Straßburg mit den Mitteln desselben durchgeführt. An dieser Stelle möchte ich auch Prof. GOETTE meinen Dank aussprechen für die vielfache Anregung, die ich während meiner Untersuchungen von seiner Seite erfuhr, und besonders für die große Freundlichkeit, mit der er mir während meiner Stellung als Hilfsassistent am Straßburger Institut außerordentlich reichliche Zeit für meine eigenen Arbeiten gewinnen ließ. Schließlich muss ich ihm danken für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir bei der Übersetzung der russischen Arbeit von TICHOMIROFF behilflich war.

Das konservirte Material zu meiner Arbeit stammte aus der Zoologischen Station in Neapel und war zum Theil mit Sublimat, zum Theil mit Pikrin-Essigsäure konservirt. Die Art war als Tubularia larynx bestimmt.

Ich habe mich bei meinen Untersuchungen ausschließlich auf die specielle Frage beschränkt, welche von den beiden oben erwähnten Theorien die richtige ist, und vor Allem, welche morphologische Bedeutung den Pseudozellen zuzuschreiben ist. Die physiologische Bedeutung der letzteren werde ich nur in einer kurzen Bemerkung streifen.

Ich will daher die Frage nach der Herkunft der Keimzellen und ähnliche nur so weit berühren, als ich an dieser Stelle erwähne, dass ich eine Anzahl der von Brauer (91b) im Abschnitt I seiner Arbeit mitgetheilten Beobachtungen bestätigen kann und keine in diesen Dingen irgendwie ihm widersprechenden Resultate gehabt habe. Ich beginne meine Darstellung mit demjenigen Zustande der Keimzellen, wo dieselben eng zusammengelagert, eine Art Keimgewebe bilden; jeder Kern ist von einer äußerst geringen Plasmamenge umgeben, die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen des Keimgewebes sind daher weniger deutlich nachweisbar, als in den folgenden Stadien. Während nun das Gonophor heranwächst, nehmen zugleich die Kerne des Keimgewebes an Ausdehnung zu, und es wächst die um jeden derselben angesammelte Plasmamenge. Dabei werden die Zellgrenzen sehr deutlich, so dass ein Bild des Keimgewebes entsteht, wie es Fig. 10 der Tafel demonstrirt. Die Kerne sind zu großen rundlichen Bläschen herangewachsen, welche deutlich eine peripherische Lagerung des Chromatins aufweisen. Ich möchte diesen Umstand hervorheben, da ich später darauf zurückkommen muss. Das Chromatin ist offenbar in Gestalt einer Hohlkugel angesammelt, deren Höhe zwischen $^1/_2$ und $^1/_4$ des Kerndurchmessers schwankt. In dieser Hohlkugel ist nun das Chromatin in einem Gerüst vertheilt, welches mir wabigen Bau zu besitzen scheint. Ich habe die feinere Struktur nicht genauer untersucht und gebe sie daher in meinen Abbildungen nicht wieder. Innerhalb der Hohlkugel befindet sich nun ein ungefärbter Raum, von dem sich schwer sagen lässt, ob er mit achromatischer Substanz erfüllt oder als eine vacuolenartige Bildung aufzufassen ist. In diesem Raum schwebt, mehr oder weniger central angebracht, der Nucleolus.

Derselbe erscheint kugelig bis länglich gestreckt und zeigt die typischen Farbenreaktionen des Nucleolus. Auf besonders guten Präparaten sieht man ihn an einigen feinen Fäden aufgehängt, welche von der chromatischen Hohlkugel ausgehen und aus schwach färbbarer Substanz bestehen (Fig. 11 und 12).

In diesem Stadium erscheint das Innere des Nucleolus noch homogen; im weiteren Verlauf der Entwicklung treten in ihm aber ein bis vier oder fünf Körperchen auf, welche sich mit den üblichen Färbemitteln nicht tingiren lassen. Trotzdem kann ich mich kaum entschließen sie für Vacuolen zu erklären, da sie durch ihre starke Lichtbrechung sich sehr deutlich von den umgebenden Substanzen wie auch von dem Kanadabalsam, in welchen ich die Schnitte einlegte, unterscheiden (vgl. Fig. 1, 2, 4, 11, 12, 22).

Das Plasma der Zellen ist ein wenig körnig, die Zellgrenzen sehr deutlich. Sämmtliche Zellen des Keimgewebes sind aber, von Größenunterschieden abgesehen, durchaus gleichartig gebildet.

Von diesem Zeitpunkt nun beginnt die schon von so vielen Autoren geschilderte Divergenz in der Entwicklung der einzelnen Zellen. Das starke Wachsthum des Gonophors hat einzelne Lücken und Spalten im Gewebe entstehen lassen, und in diese wachsen nun die Keimgewebezellen mit ihren Fortsätzen hinein. Sie zeigen auch offenbar amöboide Beweglichkeit und benutzen den sie umgebenden Raum zu Pseudopodienbewegungen. Der Kern ist mittlerweile zu einem großen Bläschen herangewachsen, der periphere Theil des Kerns zeigt nun eine blassere Färbung und die Wabenstruktur ist deutlicher erkennbar (Fig. 1 und 2). Fig. 3 zeigt ein etwas jüngeres Stadium.

Während bis dahin sämmtliche Zellen sich in gleicher Richtung entwickelt haben, erscheinen nun eine geringe Anzahl vor den anderen bevorzugt. Ich schließe mich hier der Ansicht von Brauer (91 b) nicht an, welcher schon während der Einwanderung der Keimzellen Unterschiede an denselben erkannt haben will, welche prädestinirte Ei- und Nährzellen unterscheiden. Ich konnte nichts Derartiges sehen, bin vielmehr der Ansicht, dass diejenigen der durchaus gleichartigen Keimzellen zu Eizellen werden, welche durch eine bessere Ernährung und die Gunst der Lagebeziehungen bevorzugt sind. Ich habe solche Eizellen nur in der Nachbarschaft des Spadix oder am Außenrande des Keimgewebes heranwachsen gesehen; nur dann im Inneren desselben, wenn sie durch die Nachbarschaft von Spalträumen in ähnliche Bedingungen versetzt waren, wie diejenigen der Randzone. Auch vom Gegentheil lässt sich ein Beleg für meine Ansicht herleiten. Keimzellen nämlich, welche an Orten stärksten Wachsthums zwischen die verschiedenen Gewebe eingekeilt werden, werden öfter zerdrückt und sterben ab. Derartige Zellen mögen es auch gewesen sein, welche die Angaben über Auflösung von Nährzellen zur Ernährung der Eizellen veranlassten. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass man sie ziemlich selten antrifft, durchaus nicht in jedem Gonophor, und dass sie nur als gelegentliche Bildungen aufzufassen sind. Wenn das Ei allmählich heranwächst, und mit dem Schwinden der »Nährzellen« die Spalträume sich mehren, also zu der Zeit, wo man die meisten sich reduzirenden Zellen finden sollte, sind derartige Bildungen nicht mehr zu entdecken (vgl. Fig. 29).

Auf diesem Stadium nun beginnt jene Erscheinung sich zu zeigen, welche schon Balfour, Metschnikoff und Tichomiroff gesehen haben, und welche diese Forscher als amöboides Fressen der Eizelle bezeichnet haben. Der Vorgang ist nach meinen Beobachtungen folgender: Eine der oben bezeichneten, durch die Gunst der Verhältnisse einigermaßen herangewachsenen Zellen, deren Kern ebenfalls an Volum zugenommen hat, verschmilzt an ihrer Peripherie mit den sie umgebenden Zellen des Keimgewebes. Diese selbst verschmelzen unter einander, so dass überhaupt in diesem Stadium die Zellgrenzen sich als höchst labile Bildungen erweisen. In Fig. 15 sehen wir eine solche Verschmelzung erst bei wenigen Zellen eingetreten. Man findet ein derartiges Bild recht selten, aber es illustrirt uns sehr gut, in welcher Weise der Kern gerade der einen Zelle befähigt wird, über die sämmtlichen übrigen obzusiegen. Eine gut genährte, also große Zelle, verschmilzt mit einer kleinen Zelle, eignet sich ohne Weiteres deren Plasma an und vernichtet den Kern, indem sie die in demselben enthaltene brauchbare Substanz noch zu ihrer Ernährung verwendet. Die Reste eines solchen überwundenen Kerns sehen wir in dem stark gefärbten Klumpen *rn* in Fig. 15. Durch diese ersten Verschmelzungen erhält also die Eizelle schon die Fähigkeit ohne Gefahr ihrer Individualität eine große Anzahl von Verschmelzungen einzugehen. Wie die Vereinigung der Zellen vor sich geht, zeigen die Fig. 8 und 28. Die Zellkontouren verschwinden allmählich, und offenbar werden durch Strömungen im Plasma die Kerne nach allen Richtungen des nunmehr einheitlichen Plasmaleibes verschleppt. Darauf weist ein gruppenweises Auftreten dicht zusammengelagerter großer Kerne hin. Da ich selbst nur konservirtes Material zur Verfügung hatte, konnte ich solche Strömungen nicht nachweisen. Aber im Zusammenhang mit den von so vielen Autoren übereinstimmend geschilderten amöboiden Bewegungen der Eizellen sind derartige Strömungen ja sicher vorhanden. Das Syncytium hat zunächst einen ganz unregelmäßigen Kontour, welcher den Kontouren der vereinigten Zellen entspricht; dass derartige Formen unabhängig von den amöboiden Bewegungen vorkommen, beweisen Befunde, wie sie Fig. 28 besonders illustrirt. Erst gegen den Moment der Eireife rundet sich das Ei zu der typischen Form ab, wie sie Brauer (91 b) in seinen Fig. 10*a* und 11*a* abbildet.

Dann tritt auch erst die außerordentlich regelmäßige Wabenstruktur des Eiplasmas auf. Aber auch dann kann es noch pseudopodiale Fortsätze aussenden, oder in Lappen eingeschnürt sein (Fig. 29), nur zeigt es sich dann immer als ein einheitliches Gebilde.

Nach der Eibildung bleibt gewöhnlich am Grunde des Gonophors (Fig. 29) noch ein Rest des ursprünglichen Keimgewebes im Zusammenhang bestehen. Die Zellen zunächst dem Ei sind ungefähr auf gleicher Entwicklungsstufe, wie die das Syncytium eingehenden. Je weiter wir dieselben in der Richtung vom Ei weg verfolgen, desto jüngere Stadien treffen wir an. Ob diese Keimzellen, nachdem die Larven das Gonophor verlassen haben, sich zur Bildung neuer Eier vereinigen, wie Ciamician (79) vermuthet, kann ich nicht entscheiden, da ich keine entsprechenden Bilder zu Gesicht bekam; jedenfalls halte ich es für wahrscheinlich. Zwischen ausgewachsenen Larven, dem Spadix und den Wänden des Gonophors findet man öfter zusammengeflossene Zellen, welche eine Reihe nicht zusammenhängender Syncytien darstellen. Es ist möglich, dass dieselben nach dem Ausschwärmen der Larven zu neuen Eiern zusammenfließen.

Ich bin überzeugt, dass Balfour und Tichomiroff ganz dasselbe gesehen haben, wie ich, wenn sie es auch in seinen Einzelerscheinungen nicht so genau verfolgten. Der Letztere bildet sogar in seiner Fig. 6 ganz etwas Ähnliches ab. Die Bezeichnung des Vorganges als amöboides Fressen ist aber entschieden unrichtig. Nach meiner Auffassung wenigstens besteht zwischen der Ernährungsweise der Amöben und den hier geschilderten Erscheinungen ein ganz bedeutender Unterschied. Einmal wird die fremde Zelle nicht vom Plasma der aufnehmenden Zelle umflossen, es findet weiterhin keine Bildung einer Nahrungsvacuole statt, mit Ausnahme einer kleinen Vacuole, die späterhin um den Kern der aufgenommenen Zelle auftritt. Das Plasma der fremden Zelle wird vielmehr, ohne verdaut zu werden, oder irgend welche durchgreifende Veränderungen zu erfahren, dem eigenen Plasma der Eizelle zugefügt. Genau dasselbe geschieht offenbar auch bei Hydra, wenn ich die Darstellung von Nussbaum (87) richtig verstehe. Man vergleiche auch seine Abbildung Fig. 81 auf Taf. XVIII a. a. O. Dieselbe entspricht mutatis mutandis durchaus den von mir gesehenen Bildern.

Ich wende mich nunmehr zur Darstellung der Umwandlungen, welche die Kerne erleiden und damit zugleich zur Herkunft der sogenannten Pseudozellen. Aus meinen obigen Bemerkungen geht zur Genüge hervor, dass eine Auffassung, wie sie Brauer für die Pseudozellen des Hydraeies zu vertreten scheint, mir wegen der Theilungsfähigkeit dieser Gebilde ausgeschlossen erscheint. Derselbe Grund bereitet auch ihrer Auffassung als in dieser Weise morphologisch merkwürdig differenzirte Dotterkörner Schwierigkeiten.

Brauer bezweifelt die Kernnatur der Pseudozellen wegen der peripheren Lagerung des Chromatins; ich habe aber bereits oben erwähnt, dass dieselbe auch bei sämmtlichen Kernen des Keimgewebes vorhanden ist. Auch sonst kommt eine solche nicht selten vor; ganz neuerdings beschreibt noch Floderus (96) etwas Derartiges bei Keimzellen von Ascidien.

Statt mich in eine negative Erörterung der verschiedenen Möglichkeiten ihrer Herleitung zu verlieren, will ich die Thatsachen anführen, welche uns in positivster Weise ihre Abstammung von den Kernen der Keimzellen beweisen. Es sind also die sogenannten Pseudozellen die metamorphosirten Keimzellenkerne, welche ihrem siegreichen Bruderkern, dem nunmehrigen Eikern, im Kampf um die Herrschaft im Ei unterlegen sind.

Tichomiroff hat bereits einige Versuche gemacht, welche für die aufgenommenen Keimzellkerne chemische Reaktionen nachweisen, entsprechend denen der gewöhnlichen Kernsubstanzen. Ich habe mich in Ermangelung von frischem Material auf die morphologischen Beziehungen zwischen den Keimzellkernen innerhalb und außerhalb der Eier und auf die Färbungsreaktionen beschränkt. Fig. 11 zeigt uns einen Keimzellkern aus dem Keimgewebe, der also allein einer einzelnen Keimzelle angehört als ein Zellkern im gebräuchlichen Sinne des Wortes. Dagegen sehen wir in Fig. 12 eine Pseudozelle, wie die älteren Autoren sie nennen würden, einen dem Eisyncytium angehörigen Keimzellkern nach meiner Auffassung. Die beiden Figuren sind nach Präparaten mit Boraxkarminfärbung hergestellt. Der einzige Unterschied, der an beiden Kernen irgendwie wesentlich ist, zeigt sich in der Vacuole, welche durch den schwarzen Kreis in der Fig. 12 angedeutet den im Ei befindlichen Keimzellkern umgiebt. Fig. 7 zeigt uns bei gleicher Behandlung eine typischere Pseudozelle, einen Keimzellkern, bei welchem die regressive Metamorphose schon begonnen hat. Noch ist der Nucleolus deutlich zu sehen, der helle Raum um denselben hat sich verkleinert und die Chromatinhohlkugel hat sich verdichtet und erscheint gleichmäßiger gefärbt. In Fig. 29 sehen wir die hier beschriebenen Kerne in situ dargestellt (*kn*, *kn'*, *kn''*). Weiter sehen wir in Fig. 4, 5 und 6 Keimzellkerne auf verschiedenen Anfangsstadien der regressiven Metamorphose, diese Figuren nach Safraninpräparaten ausgeführt. Während in Fig. 4 der Kern sich mit dem besten Willen von einem Keimgewebekern nicht unterscheiden lässt, zeigen die drei in einer Vacuole eingeschlossenen Kerne der Fig. 6 einige Reduktion und leiten zu dem in Fig. 5 dargestellten Zustand über. Im Nucleolus verschwinden die stark lichtbrechenden Punkte, auch hier sehen wir das Chromatin der Hohlkugel sich dunkler färben, außerdem verringert sich der helle Raum um den Nucleolus. Ich bemerke jedoch, dass die Reduktion des letzteren Kernbestandtheiles nicht immer sehr weit geht und manchmal Kerne, bei denen er noch recht beträchtlich ist, schon in Zerfall gerathen. Gerade bei der Färbung mit Safranin ist das Chromatinnetz noch in ziemlich vorgerückten Stadien recht deutlich zu sehen. Noch besser lassen sich diese Stadien der regressiven Metamorphose an Präparaten verfolgen, welche mit dem Rhumbler'schen Gemisch von Methylgrün-Eosin behandelt sind. Die Fig. 22—27 demonstriren uns die Übergangsstadien, wie sie sich bei dieser Behandlung darstellen. Fig. 22 könnte man eben so gut als gewöhnlichen Keimzellkern bei dieser Behandlung benennen; es ist zwischen einem solchen und einem Keimzellkern im Ei in diesem Stadium auch bei Methylgrün-Eosinfärbung kein Unterschied aufzufinden. Bei der nun folgenden Metamorphose erscheint es mir wichtig, dass die Färbungsmethode uns noch in den spätesten Stadien den eosinophilen Nucleolus deutlich erkennen lässt. In der Chromatinmasse geht allmählich eine Umwandlung in der Richtung vor sich, dass sich das Chromatin mit dem ihm zukommenden Farbstoff immer weniger färbt, während die Grundmasse, in welcher das Gerüst des Chromatins ruht, immer begieriger Eosin aufnimmt. Dabei erscheint als wesentlich für die äußere Erscheinung des Kernes, dass die Chromatinhohlkugel etwas schrumpft und der Nucleolus aufquillt. Beide thun dies auf Kosten der unfärbbaren Zwischenmasse; letztere kann, wie oben erwähnt, vollständig schwinden, und bei dem ganzen Vorgang verringert sich der Durchmesser des ganzen Kernes nicht unerheblich. Offenbar vollziehen sich diese Vorgänge unter dem Einfluss der Vacuolenflüssigkeit, welche jeden dieser Keimkerne, im Gegensatz zum Eikern, wenn er eine Zeit lang im Ei geweilt hat, umgiebt.

Nicht selten finden sich Fälle, wo wir in einer solchen Vacuole mehrere Keimzellenkerne antreffen; wir finden deren zwei, drei, vier bis fünf (vgl. Fig. 6). Je nach der Größe und dem Aussehen der

Kerne dürfen wir dies wahrscheinlich auf zwei verschiedene Vorgänge zurückführen. Sichergestellt ist die Thatsache, dass sehr häufig nachträglich noch Theilungen dieser Keimzellenkerne vorkommen; darauf werde ich sogleich näher eingehen. In einer Reihe von Fällen aber, wo es sich um recht große, noch kaum metamorphosirte, Kerne handelte, glaube ich diese als ungetheilte Keimzellenkerne bezeichnen zu dürfen, welche durch Strömungen im Plasma in eine Vacuole zusammengebracht worden sind.

An den Keimzellenkernen, welche in ihren Vacuolen deutliche Anzeichen der regressiven Metamorphose aufweisen, kann man nun häufig Theilungen auftreten sehen, welche in typischer Weise als Amitosen verlaufen. Die Theilung tritt nicht bei allen Kernen ein; die Zahl der Theilungen ist sehr wechselnd. Nach einer Zweitheilung theilt sich meist nur noch das eine der Theilstücke noch einmal; die höchste beobachtete Anzahl von Theilstücken betrug fünf, indem nach zweimaliger Zweitheilung eines der Viertel noch einmal getheilt war. Die Zusammengehörigkeit der Theilstücke ist stets aus ihrer Aneinanderlagerung zu erkennen, wobei sie durch den gegenseitigen Druck oft recht merkwürdige Formen annehmen. Die Theilung verläuft in der Weise, dass zuerst der Nucleolus sich in die Länge streckt, sich dann durchschnürt, worauf erst der ganze Kern nachfolgt. Es handelt sich dabei natürlich nur um die Kerne, welche ja immer von jeglichem Plasma getrennt in den Vacuolen im Körper des Eies liegen; ich bemerke dies zum näheren Verständnis der Fig. 16—21 und Fig. 9, welche halbschematisch dargestellt sind, und welche man daher für Zellen mit Kernen statt für Kerne mit Nucleolen halten könnte.

Diese Erscheinungen sind jedenfalls von besonderem Interesse im Zusammenhang mit den Anschauungen, welche FLEMMING (91) und H. E. ZIEGLER (91) über die Bedeutung der Amitose entwickelt haben.

Besonders der Letztere entwickelt in seiner Abhandlung über Amitose (91) eine Reihe von Ansichten, welchen die Erscheinungen an den Keimzellkernen im Ei von Tubularia nur zur Stütze dienen können. Auch hier handelt es sich um degenerirende Kerne, und wir finden auch hier, dass die amitotische Kerntheilung das Ende der Reihe der Theilungen andeutet. Dagegen stimmten diese Thatsachen mit ZIEGLER's im gleichen Zusammenhang ausgesprochenen Ansicht, dass die Amitose bei Metazoen »vorzugsweise, vielleicht ausschließlich bei Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Sekretions- oder Assimilationsprocess vorstehen«, nicht überein. Wie wir sahen ist das Hauptgewicht auf den Begriff der Degeneration zu legen, welche ja bei jenen intensiv arbeitenden Zellen, wie ZIEGLER selbst angiebt, eine Begleiterscheinung ist.

Die Kerne des Tubularia-Eies, mögen sie sich nun getheilt haben oder nicht, unterliegen dann weiterhin einem Zerfall in Stücke und werden offenbar nach und nach assimilirt. Man vergleiche die Fig. 13 und 14.

Diese Keimzellkerne finden sich in verschiedenen Phasen der regressiven Metamorphose noch in der zum Ausschwärmen fertigen Larve. Ausgeschwärmte Larven hatte ich keine zur Untersuchung.

Bemerkenswerth ist ihr Verhalten bei den Theilungserscheinungen des Eies. Sie spielen als träge Masse ganz dieselbe Rolle wie Dotterkörner; in diesem Sinne ist also der Vergleich mit Dotterkörnern ganz zulässig. Spindelbildungen finden stets in Eiregionen statt, welche von ihnen frei sind. In der Folge zeigen sie sich in späteren Stadien auf das Entoderm beschränkt, wo sie ziemlich gleichmäßig vertheilt und manchmal selbst mitten im Entoderm der Larvententakel vereinzelt zu finden sind.

Wenn ich jetzt meine Hauptresultate in aller Kürze noch einmal zusammenfasse, so muss ich folgende Punkte betonen.

1) Das Ei von Tubularia entsteht durch Verschmelzung einer Anzahl von Keimzellen.

2) Der Kern derjenigen Zelle, welche als die kräftigste in den Verband eintrat, unterdrückt die übrigen Keimzellkerne. Seine Individualität persistirt, indem er zum Eikern wird.

3) Die Kerne der übrigen Keimzellen unterliegen einer regressiven Metamorphose, in deren Verlauf sie den Habitus der sogenannten »Pseudozellen« annehmen. Im Absterben theilen sie sich häufig auf amitotischem Wege. Schließlich wird ihre Substanz assimilirt.

4) Das Plasma der Keimzellen wird ohne weitere Veränderung dem Eiplasma angegliedert.

Wir sehen in dieser Form der Eibildung eine Art von Gewebebildung; principiell ist diese Erscheinung aufzufassen als eine der vielen Formen, in welchen das Ei sich mit der nöthigen Energie zu seinen großen Leistungen versieht. Wir müssen sagen, bei Tubularia ist die einzelne Keimzelle zu diesen Leistungen nicht im Stande. Als Energiequelle benutzt sie nun ihre Schwesterzellen; diese nehmen aber nicht als Gleichgeordnete an der Furchungsarbeit Theil, sondern sie werden unterdrückt und nur ihre Masse verwendet, so dass wir.

um zu dem Bilde zurückzukehren, beim Beginn der Furchung das Ei wieder im Werth einer einzelnen Zelle vor uns sehen.

Von einer theoretischen Auseinandersetzung und von Vergleichen will ich absehen, bis ich mir durch Untersuchungen an anderen Thiergruppen das nöthige Material dazu beschafft haben werde.

Rovigno, d. 3. April 1896. Zool. Stat. des Berliner Aquariums.

Litteratur.

BALFOUR (79), Handbuch der vergleichenden Embryologie.
BOEHM (78), Helgoländer Leptomedusen.
BRAUER (91 a), Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII.
—— (91 b), Entwicklung etc. von Tubularia mesembryanthemum Allm. Diese Zeitschr. Bd. LII.
CIAMICIAN (77), Entstehung der Geschlechtsstoffe bei Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX.
—— (79), Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembr. Diese Zeitschr. Bd. XXXII.
FLEMMING (91), Über Theilung und die Kernformen bei Leukocyten und deren Attraktionssphären. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXV.
FLODERUS (96), Follikelzellen der Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. LXI.
KLEINENBERG (72), Hydra.
LIEBERKÜHN (56), Mittheilungen über Spongilla. MÜLLER's Archiv 1856.
MERESCHKOWSKY (78), Studies on the Hydroidea. Ann. and Mag. Nat. Hist.
METSCHNIKOFF (86), Embryologische Studien an Medusen.
NUSSBAUM (87), Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX.
TICHOMIROFF (87), Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. Mittheilungen der K. russ. Gesellsch. der Freunde der Naturkunde 1887. (Russisch.)
WEISMANN (83), Sexualzellen der Medusen.
H. E. ZIEGLER (91), Die biologische Bedeutung der Amitose im Thierreich. Biol. Centralbl. XI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Fig. 1—3. Junge Keimzelle von Tubularia larynx.
Fig. 4. Keimzellenkern im Ei aufgenommen.
Fig. 5. Dessgleichen späteres Stadium.
Fig. 6. Mehrere solche in einer Vacuole eingeschlossen.
Fig. 7. Eine dessgleichen.

Fig. 8. Längsschnitt durch ein Gonophor. Verschmelzung von Keimzellen.

Fig. 9. Siehe Fig. 16.

Fig. 10. Junges Keimgewebe.

Fig. 11. Keimzellkern.

Fig. 12. Dessgleichen im Ei aufgenommen.

Fig. 13—14. Zerfallstadien von aufgenommenen Keimzellkernen.

Fig. 15. Junge Eizelle und Keimgewebe.

Fig. 16—21 und Fig. 9. Theilungsstadien der aufgenommenen Keimzellkerne.

Fig. 22—27. Stadien der regressiven Metamorphose derselben.

Fig. 28. Syncytienbildung im Keimgewebe.

Fig. 29. Gonophor mit Ei.

Pelagische Polychätenlarven.

Zur Kenntnis des Neapler Frühjahr-Auftriebs.

Von

Dr. Valentin Häcker,

a. o. Professor und Assistent am zoologischen Institut der Universität Freiburg im Breisgau.

Mit Tafel III—V und 8 Figuren im Text.

Das Material zu dieser Arbeit ist zum größten Theil während eines Aufenthalts an der Neapler Station im März und April 1895 gesammelt worden. Obwohl ich dabei in so fern von Glück begünstigt war, als ich die Mehrzahl der bisher im Golf beobachteten pelagischen Polychätenlarven, vor Allem auch die meisten von Claparède und Metschnikoff beschriebenen Formen in die Hände bekam, so kann doch die im ersten Theil dieser Arbeit gegebene faunistische Zusammenstellung keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit machen, da eine solche selbstverständlich nur durch eine vieljährige Beobachtung zu erreichen wäre. Immerhin dürfte diese vorläufige Übersicht die Orientirung über die Larvenwelt des Golfes erleichtern, zumal ich bemüht war, zu diesem Zweck gerade die besonders häufigen und besonders typischen Entwicklungsphasen durch Wort und Bild hervorzuheben.

Der zweite Theil der Arbeit bringt den Entwurf zu einem natürlichen System der pelagischen Polychätenlarven, während im dritten der Versuch gemacht werden soll, bei einem einzelnen Organsystem, dem Integument, den Einfluss der pelagischen Lebensweise auf die Formenbildung zu verfolgen.

I. Theil. Beitrag zur Kenntnis der Larvenfauna des Neapler Golfes.

Terminologisches. Um namentlich in der systematischen Zusammenstellung Wiederholungen und Weitläufigkeiten im Ausdruck zu vermeiden, dürfte es angemessen sein, die bisher gebräuchliche

Terminologie in einzelnen Punkten genauer zu fassen und durch einige neue Bezeichnungen zu ergänzen.

Es soll unter **Trochophora** stets dasjenige Larvenstadium verstanden werden, in welchem die Fortbewegung mittels eines kräftigen vorderen Schlagcilienringes (monotroche Trochophora) oder unter Mitwirkung eines entsprechenden Organs am hinteren Pole (telotroche Trochophora) erfolgt, und bei welcher im Übrigen weder von einer äußeren noch von einer inneren Metamerenbildung etwas wahrzunehmen ist.

Sobald die Gliederung hervorzutreten beginnt, bezeichne ich die Larve als **Metatrochophora** und zwar dürfte es sich in einzelnen Fällen empfehlen, ein erstes und ein zweites Metatrochophorastadium zu unterscheiden, von denen das erstere äußerlich nur die Segmentgrenzen (vgl. die Nephtys-Larve Fig. 5), das letztere auch schon die in Ausbildung begriffenen, aber noch nicht funktionsfähigen Segmentalanhänge erkennen lässt (vgl. die Polynoë-Larve Fig. 2 und die Phyllodocidenlarve Fig. 9). Dem zweiten Metatrochophorastadium würde also nach meiner früheren Terminologie (Spät. Entw. Polyn., 1894) das »Übergangsstadium« von Polynoë entsprechen.

Die Larven der Phyllodociden, Aphroditiden, Nereiden und einiger Euniciden führen auch nach vollständiger oder theilweiser Zurückbildung des Wimperapparates eine Zeit lang das pelagische Leben weiter. Sie besitzen in diesem zweiten pelagischen Stadium eine in der Regel genau bestimmte und meistens sehr beschränkte Anzahl »primärer« Segmente, welche in dem vorhergehenden Metatrochophorastadium beinahe gleichzeitig zur Anlage und Entfaltung gekommen waren. Diese Zahl wird dann gewöhnlich während der zweiten pelagischen Larvenperiode nicht weiter vermehrt. Die Fortbewegung erfolgt mittels kräftiger, mit Schwimmborsten versehener Ruder, während der Wimperapparat ganz oder doch bedeutend reduzirt wird und jedenfalls als Schwimmorgan eine untergeordnete Rolle spielt. Ich habe früher für dieses zweite Stadium einen von v. MARENZELLER für seine pelagische Polynoïne gewählten Genusnamen entlehnt und dasselbe als **Nectochaetastadium** (νήχειν schwimmen, χαίτη Borste) bezeichnet. Da dieser Ausdruck inzwischen auch von anderer Seite (DE SAINT-JOSEPH, Ann. polych. Dinard, IV. App. 1895, p. 196) angenommen worden ist, so möchte ich ihn in dem oben umschriebenen Sinne für die späteren pelagischen Stadien der erwähnten Gruppen festhalten[1].

---

[1] Vielleicht wird es die Bequemlichkeit erfordern, auch für die durch schlängelnde Fortbewegung ausgezeichneten älteren Spionidenlarven einen be-

Endlich soll noch für gewisse ganz junge, mund- und afterlose Stadien mit breiter, kurzbewimperter »präoraler« Zone, welche in einzelnen Fällen an Stelle der echten Trochophorastadien treten, in anderen ihre Vorläufer zu sein scheinen, der Ausdruck **Protrochophora** vorgeschlagen werden.

Was die Bezeichnung der einzelnen Körperabschnitte und Organe anbelangt, so habe ich die Kleinenberg'sche Bezeichnung **Umbrella** für den vor dem präoralen Wimperapparat gelegenen Kopfabschnitt, insbesondere dann, wenn derselbe in Form einer Schwimmglocke ausgebildet ist, angenommen, dagegen für alle Stadien für den hinter dem präoralen Apparat gelegenen Theil die Ausdrücke **Hinterleib** oder **Wurmkörper** verwendet, da mir der Kleinenberg'sche Ausdruck »Subumbrella« doch nicht ganz unzweideutig zu sein scheint.

Für den präoralen Wimperapparat hat sich die Kleinenberg'sche Bezeichnung **Prototroch** vielfach eingebürgert und hat den Vorzug großer Bequemlichkeit und Unzweideutigkeit. Dagegen scheint mir die Gesammtbezeichnung »Paratroch« für den perianalen Reif und diejenigen der mittleren Segmente nicht so ganz zweckmäßig zu sein, da ersterer in der Mehrzahl der Fälle eine viel größere Ähnlichkeit mit dem Prototroch, als mit den meist reducirten Wimperapparaten der mittleren Segmente besitzt. Da aber einmal die Bezeichnung eingeführt ist, so ist es vielleicht zweckmäßig, sie beizubehalten und zwischen **Endparatroch** (bei telotrochen Larven **Paratroch** ϰ. ε.) und **Zwischenparatrochen** zu unterscheiden. Bei mesotrochen Larven werde ich die Wimperapparate kurzweg als **Mesotroche** bezeichnen, während ein vor dem Prototroch gelegener Reif **Akrotroch** heißen soll.

Die zwischen dem Prototroch und Endparatroch gelegenen Segmente sollen als »**intertrochal**« bezeichnet werden. Entsprechend ihrer Anzahl werde ich von einer drei-, vier-, n-gliedrigen Larve reden, also den Kopfabschnitt und das Endsegment bei der Angabe der Gliederzahl nicht mitzählen. Dieses Vorgehen trägt allerdings nicht ganz der Homologie der Körperabschnitte Rechnung, es scheint mir aber unter allen möglichen die geringsten Schwierigkeiten zu haben, und zwar hauptsächlich desshalb, weil bei Mitrechnung des Endsegmentes die Nummerirung derselben eine stets sich ändernde sein würde. Ich spreche also vom Kopfabschnitt, von intertrochalen Segmenten und vom End-(Anal-)segment.

---

sonderen Ausdruck anzuwenden. Man könnte dann vielleicht von Nectosomen sprechen (νήχειν schwimmen, σῶμα Körper).

Größentabelle. Da mikroskopische Maßangaben als einzeln genommene, absolute Werthe in den seltensten Fällen praktisch zu verwenden sind, so gebe ich hier eine vergleichende Übersicht über die Größe der hauptsächlich zur Untersuchung gelangten pelagischen, sowie einiger nicht pelagischer Larvenformen:

Polynoë	Metatrochophora I	0,25—0,3 mm	Fig. 2.
	Metatrochophora II	0,35—0,4 »	
	Nectochaeta, sechs- bis siebengliedrig	0,53—0,6 »	
Eunicide	Nectochaeta	0,22 »	Fig. 4.
Nephthys	siebengliedrig	0,5 —0,55 »	
Syllide	vierreifige Form	0,31 »	Fig. 6.
Phyllodocide	Telotrocha, kontrahirt	0,35—0,38 »	
Spio	zehngliedrig	0,65—0,725 »	
	fünfunzwanziggliedrig	1,72 »	
Nerine	zwanziggliedrig	1 »	
(Ophryotrocha	dreigliedrig	0,22 »	
Aricia	acht- bis neungliedrig	0,5 —0,57 »	
Polymnia	zweigliedrig	0,32 »)	

Systematische Übersicht der häufigeren im Neapler Frühlingsauftrieb vorkommenden Larven.

Familie Aphroditidae.

1) **Polynoë** spec. Die monotroche Trochophora (Fig. 1) hat folgende charakteristische Merkmale: annähernd kugelige Gestalt; breiter mehrzeiliger Prototroch, vor demselben ein unvollständiger Reif (Akrotroch, a); drei über einander liegende Wimperflammen in der ventralen Mittellinie der Umbrella, starke Bewimperung der Lippen und des ventralen Wimperstreifs; ein Doppelaugenfleck jederseits, zwei röthliche Pigmentreifen vor dem Prototroch, ein eben so gefärbtes anales Pigmentfeld; frühzeitiges Auftreten eines unpaaren, ventralen Endzapfens[1]; Darm ungleichmäßig hellbraun bis grauschwarz pigmentirt, mit vereinzelten Ölkugeln.

Metatrochophorastadium (Fig. 2): flachgewölbte Umbrella, stumpf-kegelförmiger Hinterleib, gleichzeitige Anlage von sieben Segmenten (I—VII); mehrzeiliger Prototroch, an der Ventralseite der Umbrella eine Wimpergrube, über den Augen jederseits ein Wimperbüschel[2]; zweizeiliger röthlicher Pigmentreif vor dem Prototroch, Auftreten von braunem Pigment namentlich an den Lippen und an den Anlagen der Ventralcirren[3]; Stomodäum mit dreieckiger

---

[1] Derselbe bildet sich im Nectochaetastadium frühzeitig wieder zurück. Spät. Entw. Polyn., p. 250. Fig. 8 u. 23.

[2] Vgl. Spät. Entw. Polyn., p. 248. Fig. 11.

[3] Die Menge und Vertheilung dieses braunen Pigmentes ist bei den ein-

Öffnung, sehr dicht bewimpert, einseitig mit einer reusenartigen Reihe von steifen Cilien bewehrt[1]; die paarigen Schlundanlagen, jede ein zweischichtiges Divertikel des Stomodäums bildend, sind auch am lebenden Objekt deutlich erkennbar.

Nectochaetastadium: ziemlich gleichzeitiges Auftreten der Fühlercirrenpaare (Segment I) und der mit langen Schwimmborsten bewaffneten Parapodienpaare der Segmente II—VII. Ventralcirren an den Segmenten II—VII, Dorsalcirren an Segment III und VI, Elytren an Segment II, IV, V, VII, drei Scheitelcirren, zwei Palpen, zwei Aftercirren.

Über dieses Stadium, sowie über die auf die Polynoë-Entwicklung bezügliche Litteratur vgl. meine frühere Arbeit[2].

Familie Eunicidae.

2) Neapler **Eunicidenlarve.** Metatrochophora (Fig. 3): Körper mit ovalem Umriss; am Scheitel ein steifer Wimperschopf, breite vordere Wimperzone, endständiger Paratroch; ein Augenfleckpaar; zwei Paare von Borstenbündeln, die Borsten bestehen aus einem langen, schwach gebogenen, nach außen sich verbreiternden Stiel, auf welchem ein hakenförmiges Plättchen artikulirt; der gelb und schwarz pigmentirte, im vorderen Theil mit großen Ölkugeln versehene Mitteldarm wird durch die Borstensäcke tief eingebuchtet.

Nectochaeta (Fig. 4): halbkugelförmige Umbrella; zweizeiliger Prototroch; zwei Augenfleckpaare; zunächst drei Paare von Parapodien, bestehend aus einem großen flossenförmigen ventralen Ast mit Borstenbündel und Ventralcirrus, sowie aus einem dorsalen Cirrus; unpaarer Scheitelcirrus, ein Paar Fühlercirren, zwei Paar Aftercirren. — Litteratur: Ganz ähnliche Larven sind an verschiedenen

---

zelnen Individuen (möglicherweise in Abhängigkeit vom Ernährungszustand) sehr verschieden.

[1] Meistens, wenn nicht immer, linksseitig. Die Cilien dieses reusenartigen Apparates sind länger als die übrigen Cilien, an der Basis breit und gegen das freie Ende verschmälert. So viel ich sehe, gehen sie durch Concrescenz einfacher Cilien hervor und würden demnach den Griffeln oder Cirren der hypotrichen Infusorien vergleichbar sein.

[2] Die Neapler Larve besitzt übrigens, was mir an der Triester Form entgangen war oder möglicherweise derselben fehlt, kurze Cilienreifen an der Basis der Parapodien, sowie gegen einander konvergirende Ciliengruppen an der Innenseite der Basalglieder der paarigen Scheitelantennen.

Orten beobachtet worden von J. Müller (Jugendzust. einig. Seeth., 1851, p. 472), Krohn und Schneider (Ann. m. por. Hüllen, 1867, Taf. XIII, Fig. 1 und 2), Claparède und Metschnikoff (Beitr., 1869, Taf. XV, Fig. 1). Die Stadien Fig. 2 bei Krohn und Schneider und Fig. 1 *D* bei Claparède und Metschnikoff entsprechen ungefähr dem Neapler Stadium Fig. 3. Bemerkenswerth ist, dass das pelagische Ausgangsstadium der Metamorphose bei Krohn und Schneider eine birnförmige, gleichmäßig bewimperte Form[1] mit apicalem Schopf, bei Claparède und Metschnikoff eine typische Protrochophora ist (Körper kugelig; unbewimpertes Scheitelfeld mit Schopf; breitere vordere Wimperzone, das Augenpaar in sich schließend; sehr schmale unbewimperte Wachsthumszone; Endwimperfeld).

Krohn und Schneider, sowie Claparède und Metschnikoff haben aus der Weiterentwicklung der Larven ihre Zugehörigkeit zu den Euniciden erkannt. Erstere wiesen ihre Larve nach der Anzahl der Fühler der Gattung Eunice, letztere die ihrige wegen ihrer Fühlerlosigkeit Lumbriconereis oder Notocirrus zu. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auch die Neapler Larve den Euniciden zuzurechnen ist.

Familie Nereidae.

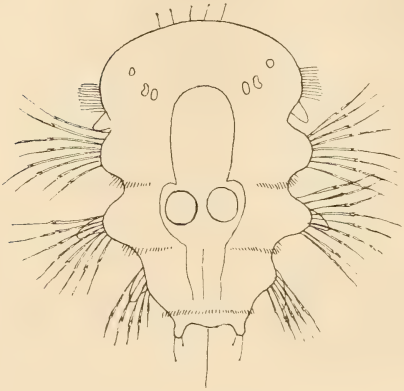
3) **Nereislarve.** Metatrochophora (Textfigur *A*)[2]: halbkugelförmige Umbrella, vorübergehend mit drei Augenfleckpaaren; zunächst drei Paare von Parapodien mit Bündeln von bajonettförmigen Borsten; hinter jedem Parapodienpaare ein unvollständiges Wimperband; ein Paar Fühlercirren, ein Paar Aftercirren. — Erscheint in Neapel etwas früher als die übrigen hier beschriebenen Formen. Ihre Zugehörigkeit zu den Nereiden steht mit Rücksicht

---

[1] Möglicherweise haben Krohn und Schneider das wimperlose Scheitelfeld und die gleichfalls unbewimperte Wachsthumszone übersehen. Wenigstens sind bei allen anderen Eunicidenlarven diese unbewimperten Partien schon im frühesten Protrochophorastadium zu beobachten, so bei den nichtpelagischen, in der Laichgallerte sich entwickelnden Larven von Diopatra cuprea nach Wilson (Obs., 1882, Tab. XXI, Fig. 89) und von Lumbriconereis nach Fewkes (Stud., 1883—1885, Taf. VII, Fig. 3). Erstere Larve führt übrigens (außer dem apicalen Schopf und paratrochalem Band) vor der Wimperzone noch »an other very narrow and ill-defined band« (Akrotroch), bei letzterer dagegen ist die Bewimperung überhaupt auf die präorale Zone beschränkt.

[2] Da mir die Neapler Larve nur in konservirtem Zustand vorgelegen hat, so gebe ich hier eine Kopie einer Nereis-Larve nach E. B. Wilson.

auf die Angaben anderer Autoren außer Zweifel. Entsprechende Stadien sind beschrieben und theilweise gezüchtet worden von Milne Edwards (Rech., 1845, p. 167, Taf. X und XI; nachpelagische Stadien: Die jüngsten Larven mit drei ausgebildeten und einem vierten in Bildung begriffenen borstentragenden Segment, zwei Scheitelcirren, zwei Fühlercirren, zwei Aftercirren, zwei Augenflecken, hatten keinen Prototroch mehr und wurden auf Haufen von Molluskeneiern gefunden, von deren Eiweiß sie sich zu ernähren schienen), Goette (Unters., 1882, p. 84 ff., Taf. VI, Fig. 19; vorpelagische Stadien von Nereis Dumerilii: die Larven des fünften Tages, welche »die Größe und Bildung hatten, wie man sie nicht selten an pelagisch gefischten Individuen antrifft«, waren ausgesprochen telotroch, hatten drei borstentragende Segmente und ein Augenfleckpaar), Salensky (Ét. II, 1882, Taf. XXIV, Fig. 10 *N*; die neuntägige, ausschlüpfende Larve von Nereis cultrifera, mit drei borstentragenden Segmenten, zwei Scheitelcirren, zwei Fühlercirren, zwei Aftercirren, sehr schwachem Prototroch und drei intersegmentalen Wimperreifen, sinkt sofort zu Boden, wo sie sich wie die erwachsene Nereis bewegt[1]), Wilson (Cell-L., 1892, p. 420 ff.; die als Monotrochen [Fig. 82] ausschlüpfenden Larven von Nereis limbata »swim very actively, rotating about the vertical axis and exhibiting a very marked heliotropism; in dem folgenden dreigliedrigen Stadium [Fig. 91] verweilen sie etwa zwölf Tage, während welcher Zeit »the larva continues to swim, though latterly much less actively than at first«).



Textfig. *A*.
Nereis, dreigliedriges, naupliusähnliches Stadium, frei nach Wilson, Cell-Lin. Ner., Fig. 91.

Aus der vorstehenden Zusammenstellung dürfte hervorgehen, dass die Nereidenlarven im Allgemeinen als Trochophoren oder Metatrochophoren an die Wasseroberfläche emporsteigen, um sehr bald unter gleichzeitiger Ausbildung von drei borstentragenden

---

[1] »Rarement elle nage, et elle ne recourt à ce moyen de locomotion que pour traverser des éspaces peu étendus.«

Segmenten in ein länger währendes, nectochäta-ähnliches Stadium einzutreten. Gleichzeitig mit der Ausbildung des vierten borstentragenden Segmentes geht die Larve zur kriechenden Lebensweise über. Eine Ausnahme macht Nereis cultrifera, bei welcher die pelagische Periode und die entsprechende Ausrüstung ganz unterdrückt zu sein scheint[1].

Eine Ausnahme in anderer Hinsicht würde die von BUSCH (Beob., 1851, p. 69, Taf. IX, Fig. 11) beschriebene freischwimmende Larve sein, wofern sie wirklich zu den Nereiden gehört, worauf die Beschaffenheit der Borsten hinweist. Dieselbe besaß einen kräftigen Prototroch, sechs borsten- und cirrentragende Segmente, zwei Scheitelcirren, zwei Aftercirren, vier Augenflecke.

Familie Nephthyidae.

4) **Nephthys** scolopendroides Delle Chiaje. Erstes Metatrochophorastadium (Fig. 5): ausgesprochen telotroch; halbkugelförmige, starre Umbrella, kegelförmiger Hinterleib; breiter, dreireihiger Prototroch und kräftiger einzeiliger Paratroch; ein einziges Augenfleckpaar an der Dorsalseite; Umbrella mit großen Flecken von grünem, grobkörnigem Pigment; die Zeilen des Prototrochs sind von hellbraunen oder braunschwarzen Pigmentlinien in wechselnder Anordnung begleitet; ein grün und rother Pigmentreif vor und ein ebensolches Pigmentfeld hinter dem Paratroch, beide sind an der Ventralseite unterbrochen; Stomodäum quergestreckt, mit dreilappiger Oberlippe; Mitteldarm hochgewölbt, mit seinem weitesten Theil die Umbrella ausfüllend, Anfangs mit braunem, später mit blauem Pigment und einzelnen Ölkugeln; Enddarm mit blauem Pigment[2].

Zweites Metatrochophorastadium: bei Larven mit sechs bis sieben Segmenten treten die Fußstummeln und Borstenbündel auf; in jedem dorsalen Borstenbündel eine gesägte Borste; das grüne Pigment verschwindet, am längsten hält sich das rothe Pigment am Körperende und das blaue Darmpigment. — Die in Neapel gefundenen Larven sind schon mit bloßem Auge an der hastigen rotirenden Bewegung und der milchweißen Färbung zu erkennen: Magen und Hinterende treten als dunkle Punkte hervor (vgl. die Charakteristik der daneben vorkommenden Phyllodocidenlarven). Sie sind, mit Rücksicht auf das Vorhandensein gesägter Borsten, zu den Nephthyiden zu stellen und dürften wohl zu der im Neapler Golf äußerst gemeinen Form Nephthys scolopendroides Delle Chiaje gehören. Dieselbe Ansicht ist auch von CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, denen zweifellos die nämliche Larve vorgelegen hat, ausgesprochen worden (Beitr., 1869, p. 187, Fig. 3, 3*A*—3*D*). Aus der Darstellung dieser Autoren ist des Weiteren zu entnehmen, dass auch diese Larven, wie die von Polynoë, Nereis und Phyllodoce aus einem ursprünglich monotrochen Stadium hervorgehen.

---

[1] Es wäre die Möglichkeit denkbar und würde von großem Interesse sein, bei Nereis-Arten den Einfluss äußerer Bedingungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit, sowie auf die Ausdehnung bezw. Unterdrückung der pelagischen Lebensperiode zu untersuchen.

[2] Bei schwächerer Vergrößerung erscheint die Darmwandung von dem blauen Pigment gleichmäßig durchtränkt. Bei Anwendung starker Systeme zeigt sich aber auch für diese scheinbar diffusen Farbstoffe, dass sie an kleinste ölartige Tröpfchen gebunden sind. Dasselbe gilt auch für die blauen Pigmente der Copepoden (z. B. Heterocope).

Sehr nahestehend ist auch die von FEWKES (Stud., 1883—85, p. 180 ff., Taf. IV, Fig. 1—12) beschriebene Form. Die für die Nephthys-Larven charakteristische, an der Ventralseite unterbrochene Zeichnung am Körperende ist dieselbe, im Übrigen herrscht aber bei der FEWKES'schen Larve, namentlich auch im Verdauungstractus, das grüne Pigment vor. Sie scheint sich im Stadium mit neun bis zehn borstentragenden Segmenten, unter Rückbildung des Kopfes und Prototrochs, auf den Boden zu senken.

Eine von BUSCH (Beob., 1851, p. 68, Taf. VIII, Fig 7) beschriebene Larve ist von CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF mit der Neapler Larve in Beziehung gebracht worden, unterscheidet sich jedoch wesentlich von derselben durch den Besitz hakenförmiger Borsten.

Familie Syllidae.

5) **Syllidenlarve.** Metatrochophora (Fig. 6): vier einzeilige Wimperkränze; zwischen dem dritten, etwa in der Mitte des Körpers gelagerten und dem vierten (Endparatroch) tritt bereits, wenn auch undeutlich, die Gliederung hervor (etwa acht Segmente); zwei weit aus einander gerückte Augenflecke; in der ganzen Epidermis (mit Ausnahme der Ventralseite) außerordentliche Entwicklung der Drüsenzellen; der einfach cylindrische Verdauungstractus zeigt in seiner ganzen Ausdehnung größere und kleinere Ölkugeln.

Neben den Metatrochophoren fand ich (Fig. 7) offenbar dazugehörige ältere Stadien, bei welchen der zweite und dritte Wimperkranz verschwunden ist; der ganze Körper ist zwischen Prototroch und Paratroch segmentirt (etwa 15 Segmente); in sämmtlichen Segmenten findet sich — noch vor dem Auftreten der Parapodien — je ein Paar derber hakenförmiger Borsten; am Hinterende des Körpers eine große Anhäufung von Pigment.

Von allen in der Litteratur genauer beschriebenen Larven zeigt die von KORSCHELT in Triest pelagisch gefischte Harpochaeta cingulata (KORSCHELT, Über Ophr., 1893, p. 279, Fig. 16—29) am meisten Anklänge an die beschriebene Form. Die Ähnlichkeitspunkte sind folgende: allgemeine Körpergestalt; Polytrochie; Stellung der Augenflecken (ein für Diagnostik der Annelidenlarven besonders wichtiges Merkmal); die Beschaffenheit des Mitteldarmes; das Auftreten paariger Hakenborsten; die Pigmentanhäufung am Hinterende (vgl. KORSCHELT's Fig. 19). Die Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf die Anzahl der Wimperkränze und auf die Pigmentirung, Merkmale, die jedoch, wie bekannt ist, bei nahe verwandten Formen außerordentlichen Schwankungen unterworfen sein können. KORSCHELT glaubt, auf Grund des frühzeitigen Auftretens der Sichelhaken, sowie der Ähnlichkeit mit ST. JOSEPH's Syllidenlarven, seine Form zur Familie der Sylliden oder doch ganz in deren Nähe stellen zu dürfen. Ich halte mich im Hinblick auf die Ähnlichkeit zwischen Harpochaeta und der Neapler Larve für berechtigt, auch diese letztere innerhalb des weiteren, von KORSCHELT gekennzeichneten Rahmens unterzubringen und sie vorläufig als Syllidenlarve zu bezeichnen[1].

Es sei übrigens hier bemerkt, dass KORSCHELT's Harpochaeta jedenfalls den Triester Larven, welche BUSCH (Beob., 1851, p. 68, Taf. IX, Fig. 9 und 10) und M. MÜLLER (Obs., 1852, p. 25, Taf. III, Fig. 14—17) beschrieben haben, sehr nahe steht, wenn nicht mit ihnen identisch ist[2].

Mit den Larven aller anderen Sylliden, mit Ausnahme der Harpochaeta, zeigt die Neapler Form nur entfernte Ähnlichkeit, es sei denn, dass die charakteristische starke Bewimperung der Ventralseite mit der entsprechenden Bildung von Exogone verglichen werden darf[1]. Erwähnt soll nur noch werden, dass schon J. Müller in Triest und zwar gleichfalls im Frühling auf eine Larve mit vier Wimperreifen gestoßen ist (Jugendzust. einig. Seeth., 1851, p. 470).

---

[1] Irgend eine bemerkenswerthe Ähnlichkeit der Neapler Larve mit den von ST. JOSEPH abgebildeten Larven und Embryonen ist allerdings nicht zu finden. Vgl. ST. JOSEPH, Ann. Côt. Din., 1886, Fig. 40, 80, 89 u. a.

[2] Der ganze Bau der Larve (MÜLLER, Fig. 17 und KORSCHELT, Fig. 18) stimmt, vor Allem auch bezüglich der Anzahl der Segmente (13), gut überein, eben so die Beschaffenheit der Hakenborsten (MÜLLER, Fig. 14 und KORSCHELT, Fig. 24—26). Bezüglich der eigenthümlichen Pigmentkörper am Vorder- und Hinterende sagt MÜLLER, in guter Übereinstimmung mit der Beschreibung von KORSCHELT: »Ipsae massae flavo colore utuntur variaque forma, nam pluribus irregulariter cellulis aut si mavis globis conisque compositae sunt, qui si compressorio comprimuntur succum emittunt pellucidum, flavum atque vicina omnia colore suo inficiunt. Attamen massae flavidae non stabiles videntur sed maxime caducae, dummodo anteriores, quippe quae pluribus larvis defuerunt.«

Familie Phyllodocidae.

6) **Phyllodoce-Larve.** Eine im Neapler Frühjahrsauftrieb sehr häufig vorkommende, mit Polynoë- und Nephthys-Trochophoren vergesellschaftete telotroche Trochophora (Fig. 8) charakterisirt sich durch folgende Merkmale als Phyllodocidenlarve: die große Kontraktilität des Körpers[2]; die im ausgestreckten Zustand stumpfkegelförmige, fast die Hälfte des Körpers ausmachende Umbrella[3]; den nach hinten gekrümmten, hakenförmigen Schopf langer Cilien an der Ventralseite der Umbrella[4]; den breiten, aus drei Zellreifen bestehenden Prototroch[5]; das Auftreten je einer Wimpergrube unterhalb der Augenflecke[6]; den Besitz eines Nebenpigmentflecks vor jedem der beiden Augenflecke[7]; die grünliche Pigmentirung des Mitteldarmes[8];

---

[1] Vgl. Kölliker, Nachwort. 1846. Taf. III, Fig. 4.

[2] Vgl. die Lopadorhynchus-Larve (Kleinenberg, Lop. 1886. p. 21).

[3] Vgl. die Phyllodocidenlarven bei Busch (Beob. Taf. VIII, Fig. 6), Claparède und Metschnikoff (Beitr. Taf. XV, Fig. 1), Horst (Bijdr. 1881. Taf. II, Fig. 11), v. Drasche (Beitr. 2. Heft. Taf. III, Fig. 10).

[4] Vgl. die Larven bei Busch (l. c.), Claparède und Metschnikoff (Beitr. Taf. XV, Fig. 1, 2*A*, 2*B*), v. Drasche (l. c.), Kleinenberg (l. c. p. 28 unten, p. 32). Bei der Busch'schen Larve und bei Lopadorhynchus ist dieser Haken unsymmetrisch an einer Seite gelagert, eben so bei einigen von Kleinenberg untersuchten Phyllodoce-Larven (l. c. p. 72).

[5] Vgl. die Lopadorhynchus-Larve. Die meisten von den Autoren beschriebenen Phyllodocidenlarven, so auch die Lopadorhynchus-Larven, sind, mindestens in den früheren Entwicklungsstadien, monotroch.

[6] Diese Wimpergruben lassen sich wohl mit den »Geruchsorganen« bei Lopadorhynchus (Kleinenberg, l. c. p. 31 unten) vergleichen, welche »mit Wimpern bestandene Einstülpungen der oberen Zellschicht der Sinnesplatten« (unterhalb der hinteren Antennen) darstellen.

[7] Vgl. die Odessaer Larve bei Claparède und Metschnikoff (l. c. Taf. XV, Fig. 2 *A*—2 *D*), die Eteone-Larve bei Willemoes-Suhm (Biol. Beob. 1871. Taf. XXXI, Fig. 8), die Phyllodoce-Larve bei M'Intosh (Dev. Phyll. 1869. Taf. VI, Fig. 11).

[8] Eine grüne Pigmentirung scheint bei den Eiern und Larven der Phyllodociden weit verbreitet zu sein, bei letzteren theils in der Epidermis, theils im Darm (Claparède und Metschnikoff, M'Intosh, Willemoes-Suhm, Horst, v. Drasche).

die frühzeitig bemerkliche paarige Schlundanlage[1]; endlich das Auftreten von »Perlzellen« im Mitteldarm[2].

Im Metatrochophorastadium (Fig. 9) erfolgt fast gleichzeitig die Differenzirung einer größeren Anzahl von Segmenten und die frühzeitige Ausbildung der (acht) Fühlercirren, zwei gleichfalls für die Phyllodocidenentwicklung (wenn auch nicht ausschließlich für diese) charakteristische Erscheinungen[3]. Besonderheiten der Neapler Larve sind in diesem Stadium: die frühzeitige Ausbildung der Analcirren; die braune Pigmentirung am Vorderrand des Prototroches und am Analfeld, sowie braune Pigmentflecke an den Fußstummelanlagen.

Die Larve erscheint dem bloßen Auge als blassgrünes Pünktchen, welches sich in unregelmäßigen Touren, nach Art der Ostracoden, im Wasser bewegt. Durch die große Kontraktilität des Körpers, den hakenförmigen Cilienschopf, den Nebenpigmentfleck vor dem Auge und die Wimpergrube hinter demselben unterscheidet sie sich ohne Weiteres von der buntgefärbten Nephthys-Larve und der monotrochen Polynoë-Trochophora.

Ich stelle hier noch einmal die wichtigste Litteratur zusammen: Busch, Beob., 1851 (Taf. VIII, Fig. 6); Agassiz, Young st. Ann., 1867 (Phyllodoce maculata, Metatrochophora und spätere Stadien); Claparède und Metschnikoff, Beitr., 1869 (die Neapler Larve und eine nahestehende Form aus Odessa); M'Intosh, Dev. Phyll., 1869 (frühere Stadien vom Phyllodoce maculata, der Neapler Trochophora sehr ähnlich); Willemoes-Suhm, Biol. Beob., 1871 (Eteone); Horst, Bijdr., 1881 (Phyllodoce lamelligera, erste Entwicklung); v. Drasche, Beitr., 1885 (erste Entwicklung einer Phyllodoce, der Neapler Form offenbar sehr nahe stehend, durch die Koncentration des grünen Pigments auf bestimmte Fleckenreihen unterschieden); KLEINENBERG, Lopad., 1886 (Lopadorhynchus).

---

[1] Vgl. die Odessaer Larve bei Claparède und Metschnikoff (l. c. Taf. XV, Fig. 2 *A*, 2 *B*, »hohles Organ. Drüse?«) und vor Allem die Lopadorhynchus-Larve, bei welcher Kleinenberg die Entstehung des Schlundes aus paarigen Divertikeln des Stomodäums erstmals genau beschrieben hat.

[2] D. h. birnförmig gestaltete Zellen, die mit gleich großen Tropfen einer farblosen Flüssigkeit dicht gefüllt sind (Häcker, Spät. Entw. Polyn., p. 262). Vgl. Kleinenberg, l. c. Taf. XII, Fig. 53 und 54 (Lopadorhynchus) und Taf. XVI, Fig. 82 (Phyllodoce).

[3] In solchen Fällen, in denen die Verlängerung des Hinterleibes mit der Ausbildung der Segmente nicht gleichen Schritt hält, kommt es zu einer Krümmung des hintersten Körperabschnittes, wobei die von hinten nach vorn zusammengedrückte Wandung des Vorderrückens sich mehr oder weniger in Form eines Kragens (»shield« bei Agassiz) von vorn nach hinten faltet. Vgl. die Odessaer Larve bei Claparède und Metschnikoff, die Larve von Phyllodoce maculata nach Agassiz (Young stages Ann. Taf. X, Fig. 46—51), sowie die Lopadorhynchus-Larve (Kleinenberg, l. c. p. 32).

Familie Tomopteridae.

7) Sehr jugendliche Stadien von **Tomopteris** liegen mir sowohl aus dem Triester, als aus dem Neapler Frühlingsauftrieb vor. Erstere dürften zu Tomopteris vitrina Vejd., letztere zu Tomopteris scolopendra Kfstn. gehören.

Familie Maldanidae.

8) **Mitraria.** Trochophora: Die Umbrella überwölbt in Form eines »Kirgisenhuts« (METSCHNIKOFF) den auf einen kurzen Keimstreifen reducirten Hinterleib. Der Umbrellarand (der bei einzelnen Formen tief gelappt ist) kann sich sphincterartig zusammenziehen. Jederseits vom Keimstreif ein Bündel langer Schutzborsten.

Die Larve kam mir im März in wenigen Exemplaren in die Hand. Eine genauere Untersuchung vermochte ich nicht anzustellen.

Diese von J. MÜLLER (1851, 1853) in Marseille, Triest und Messina entdeckte Form hat bis jetzt keine feste Stelle im System gefunden. J. MÜLLER glaubte sie wegen der Lage des Afters (unmittelbar hinter dem Munde) nicht zu den Borstenwürmern rechnen zu dürfen, versuchte sie aber trotzdem auf den LOVÉNschen Typus zurückzuführen. A. SCHNEIDER (Entwickl. Bryoz. und Geph. 1869), der eine Form aus Nizza vor sich hatte, stellte sie vermuthungsweise zu den Gephyreen (Sternaspiden), METSCHNIKOFF (Metamorph. 1871) endlich, welchem zwei Arten aus Spezzia vorlagen und dem wir die Kenntnis älterer Stadien verdanken, möchte aus einigen Merkmalen der letzteren (Abwesenheit der Segmentanhänge, Gestalt des Kopfes, Anordnung der Hakenborsten, Besitz einer »Zunge«) ihre Stellung in der Nähe von Clymenia (Familie Maldanidae) ableiten. Außer den genannten Autoren fand CLAPARÈDE (Beitr. 1860) eine Mitraria im Firth of Clyde.

Familie Spionidae.

9) **Spio** spec. Metatrochophora (Fig. 10): Die jüngsten im Neapler Frühjahrsauftrieb gefundenen Larven können als telotroch bezeichnet werden (Prototroch aus zwei Halbreifen bestehend, Paratroch nur an der Dorsalseite unterbrochen). Zwischen beiden Wimperorganen sind vier mit Borstenbündeln versehene Segmente differenzirt. Sie sind im Allgemeinen farblos-durchsichtig, mit Ausnahme des braun pigmentirten Mitteldarmes und einiger, später zu erwähnender Pigmentflecke im vordersten und hintersten Körperabschnitt.

Der Kopf (Fig. 11) ist breit abgestumpft und trägt nahe an seinem Vorderrande ein Wimperbüschel (Scheitelbüschel, *sb*) und beiderseits je eine querliegende, spindelförmige Fadensekretdrüse, deren Mündung früher oder später von einem Pigmentring umgeben wird (*pr*). Die drei Augenfleckpaare sind in einem leichten Bogen angeordnet; nach innen und vorn von den äußersten doppelten Augenflecken liegt jederseits ein den Augenlinsen ähnlicher, in einer Kapsel eingeschlossener Körper (»präocellares Organ«, *po*). Der unvollständige Prototroch besteht jederseits aus einem von der Dorsalseite nach der Ventralseite verlaufenden Querwulst, der mit einer Reihe von großen Wimpern bestanden ist. Bei Oberflächenansicht bedecken die Prototrochhälften zum Theil die beiden cephalen Pigmentzellengruppen (*cp*), von welchen eine Anzahl von Pigmentlinien in bestimmter Richtung auslaufen[1]. Da, wo die Querwülste auf der Rückenseite verstreichen, schließt sich an dieselben, nach inten zu, jederseits eine höckerartige Verwölbung an: die Anlage des großen Fangfühlers (*ff*). In den Gewebsspalten dieser Anlagen bemerkt man jetzt Tropfen einer klaren Flüssigkeit in rasch wechselnder Anzahl und Größe.

Wie erwähnt, sind bereits vier Segmente mit mächtig entwickelten, dorsalen Borstenbündeln abgegrenzt (Fig. 10). Die Borsten des ersten Segments überragen, nach hinten gelegt, die Länge des Thieres um etwa ein Viertel. Die übrigen Bündel erreichen mit ihren Spitzen annähernd diejenigen des ersten Segmentes. An der Rückenseite befindet sich auf der Höhe des zweiten borstentragenden Segmentes ein weiteres Paar schräg gelagerter, spindelförmiger Fadensekretdrüsen.

Der Paratroch besteht aus einem, durch die dorsal gelegene Afteröffnung unterbrochenen Reif von fünf prismatischen Wimperzellen. Nach hinten und außen von der Analöffnung liegt jederseits eine anale Pigmentzellengruppe, welche gegen die Analöffnung und gegen den hinteren Körperrand Verzweigungen entsendet. Am Hinterrand liegen streng symmetrisch zwei oder drei Paare von Fadensekretdrüsen (Fig. 14).

Der Mund ist zunächst X-förmig. Der an diesen sich anschließende Schlund, welcher etwa die Länge des ersten borstentragenden Segmentes einnimmt, ist vollkommen durchsichtig, dagegen ist die Wandung des Mitteldarmes fleckig graubraun pigmentirt und enthält zahlreiche kleine Öltröpfchen.

Ältere Metatrochophorastadien. Mit der Vermehrung der

---

[1] Eine derselben zieht jederseits nach vorn in die Gegend des äußersten Augenfleckes und gabelt sich hier in zwei die Fadensekretdrüse der betreffenden Seite umfassende Äste. Ein zweiter stärkerer Ast geht vom Pigmentfleck nach hinten und verstreicht an der ventralen Seite der Larve. Diese Anordnung der Pigmentlinien bleibt auch in späteren Stadien erhalten.

Segmentzahl geht eine Reihe von Umbildungen Hand in Hand, welche sich in folgender Weise zusammenstellen lassen:

1) Am Vorderrande des Kopfes, die lateral gelegenen Mündungen der quergestellten Drüsen einfassend, treten gewöhnlich erst jetzt zwei ringförmige Pigmentflecken (*pr*) auf. Außerdem häuft sich Pigment in der Umgegend des Scheitelbüschels (*sb*), sowie am Mundrande an.

2) Auswachsen der Fangfühler.

3) Auftreten der dorsalen und ventralen Ruder in Form von kegelförmigen Zapfen, welche in diesem Stadium spindelförmige Fadensekretdrüsen beherbergen (Fig. 24). An Stelle der langen provisorischen Borstenbündel treten vom zweiten Segment an jederseits zwei Bündel bleibender Borsten auf.

4) An der Unterseite jedes Segmentes befinden sich auf der Höhe des Segmentwulstes, jederseits zwei kürzere, aus je einer Zelle bestehende Bauchwimperbögen. An der Dorsalseite trägt jedes Segment einen zweizeiligen Rückenwimperbogen[1] (Fig. 24).

5) Während der Anfangs fleckig pigmentirte Mitteldarm heller wird und nur noch farblose Tröpfchen erkennen lässt, tritt in der dorsalen Epidermis eine zunehmende Pigmentirung in der für die Spionidenlarven charakteristischen Anordnung auf. Dieselbe besteht im Wesentlichen (Fig. 10) aus einem Paar augenähnlicher Flecke am Hinterrand jedes Segmentes (an den äußeren Enden der Rückenwimperbögen), sowie mehreren Paaren kleinerer, aber mehr gegen die Medianlinie zusammengerückter Flecke am Vorderrande (vor der Mitte der Rückenwimperbögen).

Bei noch älteren Larven (von 12 bis 30 Segmenten) tritt eine Reduktion der dorsalen Pigmentflecke ein, dagegen sind nunmehr (Fig. 12) die Parapodialanlagen stark pigmentirt und von diesen Pigmentanhäufungen aus erstrecken sich in den hinteren Segmenten baumförmig verästelte Pigmentlinien gegen die ventrale Mittellinie zu. Die Wurzel dieser Pigmentverzweigungen befindet sich an der Basis der großen stachelartigen Ventralborsten.

Claparède und Metschnikoff haben in Neapel die Larve einer Spionide, Spio fuliginosus, aus dem Ei gezogen. Die von den beiden Forschern in Taf. XII, Fig. 1 *M* abgebildete Larve stimmt in wichtigen Punkten mit dem oben beschriebenen jüngsten Stadium überein, so namentlich in der Stellung und Zahl der Augenflecke, in den allgemeinen Gestaltsverhältnissen und vor Allem auch in den Größenverhältnissen der primären Borstenbündel. Ich nehme keinen Anstand, meine Larve mit derjenigen von CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF zu identificiren, um so mehr als die Häufigkeit der von mir beobachteten Form der Häufigkeit von Spio fuliginosus wohl entsprechen dürfte.

---

[1] In welchem früheren Stadium diese Wimperreifen zuerst zur Entwicklung kommen, habe ich nicht entscheiden können.

Mit einiger Sicherheit dürften noch folgende Larven der Gattung Spio zugetheilt werden: die älteste existirende Darstellung einer Annelidenlarve bei SLABBER (Natuurk. Verl., 1778, Taf. XVII, Fig. 5) zeigt in den allgemeinen Körperverhältnissen eine große Ähnlichkeit mit der Neapler Larve. Die Farbe der Larve war citronengelb, am Kopf sah SLABBER zwei braune augenähnliche Flecken, welche er jedoch nicht für Augen ansprechen konnte, weil man dieselben Flecken auch bei Ansicht von unten sah. Offenbar hat SLABBER die beiden cephalen, in die Tiefe des Körpers hinabreichenden Pigmentflecke gesehen[1]. Auch die ÖRSTED'sche, angeblich zu Leucodorum ciliatum gehörige Larve (Ann. dan. consp., 1843, Taf. VI, Fig. 96) deren Beobachtung sich chronologisch unmittelbar hinter der LOVÉN'schen Larve anreiht, sowie die FREY-LEUCKART'sche Larve (Beitr., 1847, Taf. I, Fig. 19) gehört wohl hierher. Letztere zeigt deutlich die drei bogenförmig gestellten Augenpaare, sowie die cephalen Pigmentflecke. Die charakteristische Augenstellung findet sich auch bei der von LEUCKART und PAGENSTECHER in Helgoland beobachteten Larve (Unters., 1858, Taf. XXIII, Fig. 1—5), deren 24-gliedriges Stadium die zwei Reihen von dorsalen Pigmentsternen zeigt.

Mit den älteren Neapler Larven ist ferner wahrscheinlich die CLAPARÈDE'sche »unbekannte Rückenkiemerlarve« (Beob., 1863, Taf. VI, Fig. 1—11) zusammenzuhalten. Die von M'INTOSH (Contr., 1894) untersuchte und mit dem CLAPARÈDE'schen Rückenkiemer verglichene Larve hatte an den Fußstummeln nicht braune, sondern weißliche oder gelblichweiße Flecken.

Diese historische Übersicht dürfte sich in so fern als lohnend erweisen, als sie zugleich ein Zeugnis giebt von den langsamen Fortschritten, welche unsere Kenntnis der polychäten Larvenformen genommen hat, und von den Schwierigkeiten, mit denen auch heut zu Tage jede Bestimmung kämpfen muss. Es bleibt noch übrig, zu zeigen, dass für die Neapler Larve die beiden anderen, im Golf vorzugsweise vertretenen Spionidengattungen Nerine Johnst. und Polydora Bosc. nicht in Betracht kommen können. CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF (Beitr., 1869, Taf. XII, Fig. 4) haben die Larven von Nerine cirratulus aus dem Ei gezogen: die hierbei erhaltenen älteren Stadien sind wegen des kegelförmigen Kopffortsatzes, der Augenstellung, der Art der Pigmentirung, sowie des Auftretens zackiger provisorischer Borsten von einem Vergleich mit unserer Larve auszuschließen, dagegen stimmen sie in wesentlichen Punkten mit der folgenden, unter Nr. 10 beschriebenen Larve überein. Zur Gattung Polydora Bosc. (Leucodora Johnst.) endlich gehört unsere Larve desshalb nicht, weil nach den übereinstimmenden Angaben mehrerer Autoren bei den Larven dieser Gattung schon frühzeitig im fünften Segment eine aus kräftigen nadelförmigen Borsten bestehende charakteristische Bewaffnung auftritt (vgl. AGASSIZ, Young st., p. 323; CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, Beitr., Taf. XII, Fig. 3 und 3 *B*). Ich führe dies hauptsächlich desshalb an, weil, wenn ich mich recht erinnere, die von mir beschriebenen Larven in der Neapler Station als Polydora-Larven bezeichnet werden.

---

[1] Von einigem historischen Interesse dürfte folgende Bemerkung des alten holländischen Forschers sein: »Die Thierchen sind sehr mühsam unter das Mikroskop zu bringen, da sie beinahe nie im Wasser still halten. Ein Beobachter muss es als ein Glück betrachten, wenn er ein solches Thierchen gerade unter das Glas bekommen kann.«

10) **Nerine** spec. (Fig. 13). Die jüngsten von mir beobachteten, zwölfgliedrigen Larven zeigen folgende Merkmale: breit abgestumpfter Kopf; in dorsoventraler Richtung abgeplatteter Körper; vor der Anlage der Fangfühler ein kräftiges Wimperorgan; zwei Augenpaare; am Vorderrand des Kopfes ein vorstülpbarer, mit Sinneshaaren versehener kegelförmiger Fortsatz; deutliches Hervortreten der Schlundcommissur; Schlund und Analfeld grün, der mit segmentalen Divertikelpaaren versehene Darm tiefbraun pigmentirt. An Schnittpräparaten habe ich nachträglich an einzelnen Borsten eine sehr wenig hervortretende Besetzung mit kleinen Dörnchen oder Zacken nachweisen können.

Ich möchte die Larve am liebsten mit der von CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF (Beitr., 1869, Taf. XII, Fig. 4) gezogenen Nerine-Larve zusammenstellen. Die Augenstellung, der kegelförmige Kopffortsatz, das reichliche Auftreten von grünem Pigment, der segmental eingebuchtete Mitteldarm weisen auf die Zulässigkeit dieser Vereinigung hin. Freilich konnte ich die Bewaffnung der provisorischen Borsten mit Seitendornen weit nicht in dem Maße feststellen, als dies nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF der Fall sein müsste, doch mögen hier vielleicht Art- oder am Ende auch individuelle Unterschiede auftreten. Möglicherweise sind auch die provisorischen Borsten bei der Konservirung in Folge des äußerst heftigen Reizes der Metallsalzlösungen ausgefallen, wie denn ein solches Ausfallen schon bei geringen mechanischen Reizen stattfinden kann.

Ähnliche Larven sind ferner beschrieben worden von Busch (Beob., 1851, Taf. VIII, Fig. 1; stark gezackte Borsten, Kopffortsatz), Agassiz (Young stages, 1867, Taf. X, Fig. 39—40; »serrated file-like bristles«, sternförmige Pigmentflecken), Fewkes (Dev. cert. worm. larv., 1883—85, Taf. VI, Fig. 10; Augenstellung, Kopffortsatz), Cunningham und Ramage (Polych. Sed. Firth of Forth, 1886—87, Taf. XXVII, Fig. 2, *H-J*; Nerine cirratulus-Larven, aus dem Ei gezogen). Die größte Ahnlichkeit hat aber meine Larve Nr. 10 mit der Horst'schen »Nerine«-Larve (Bijdr. 1881, Taf. II, Fig. 12): Körpergestalt, Kopffortsatz, Augenstellung, lebhafte diffuse Pigmentirung des Verdauungstractus (Schlund rosa, Mitteldarm hellgrün pigmentirt), gebuchtete Form des Mitteldarmes.

11) **Magelona** spec. (Fig. 15). Merkmale: Bewegung aalartig schlängelnd; Körper langgestreckt, mit wenig hervortretender Segmentirung, fast vollkommen durchsichtig; Kopfende in jüngeren Stadien breit-trichterförmig, später nach Art einer Haifischschnauze den Mund überragend, mit zwei Augenpaaren; Fangfühler sehr lang, spiralig aufgerollt, mit stäbchenförmigen Sinnesorganen besetzt; hinter denselben zwei Bündel von langen, glatten Schutzborsten; an den hinteren Segmenten quergestellte Reihen von Häkchen an der Bauch- und (weiter hinten) auch an der Rückenseite.

Die Neapler Form besitzt nur an dem mit Fadensekretdrüsen reich ausgestatteten Körperende, sowie (in jüngeren Stadien) in der Wandung der beiden Darmdivertikel braune Pigmentanhäufungen. Die Flüssigkeit der Leibeshöhle, sowie der Ektodermspalten erscheint blass rosa.

Durch die obigen Merkmale kennzeichnet sich die in eigenthümlicher Weise dem pelagischen Leben angepasste Larve als Magelona-Larve und dürfte zu der von Lo Bianco[1] im Golf entdeckten Form gehören. Die erste Beschreibung und Diagnose von Magelona-Larven gab Claparède (Beob., 1863, p. 74, Taf. X und XI; Fundort: St. Vaast la Hougue in der Normandie; rothe Augenflecke, gelbbraune

---

[1] S. Lo Bianco, Gli Anellidi Tubicoli trovati nel golfo di Napoli. Atti Acc. Nap. (2). Vol. V. 1893.

Pigmentstreifen am Kopf, an den Fangfühlern, in den Segmentgrenzen, eben solches Pigment in den Darmdivertikeln); auch die von FEWKES (Stud., 1883—1885, p. 167, Taf. I u. II) beschriebene und zu Prionospio gestellte Larve gehört, wie schon A. GIARD (Dév. Mag., 1886) zeigte, hierher (Fundort: Newport; rothe Augenflecke, rothe Pigmentanhäufungen im basalen Abschnitt der Fühler, an den Parapodialanlagen des vorderen Körperabschnittes, namentlich im vierten borstentragenden Segment, sowie am Analfeld; später tritt, namentlich in der Kopfgegend, grünes Pigment hinzu), ferner die von M'INTOSH (Contr., 1894, p. 68, sowie Notes, 1890, p. 178) in St. Andrews beobachtete Larve (schwarze Augenflecke; weiße Pigmentanhäufungen an der Fühlerbasis, am Hinterende des Rüssels, am Anfang des verengten Darmabschnittes und in den Parapodialanlagen)[1].

Außer den oben genannten Larven des Neapler Frühjahrsauftriebes standen mir zum Vergleich zur Verfügung: Polygordius-, Polynoë- und Nephthys-Larven aus dem Triester Frühjahrsauftrieb; ferner pelagische Terebellidenlarven aus dem Helgoländer Sommerauftrieb, welche ich der Güte von Herrn Professor H. E. ZIEGLER verdanke; endlich selbstgezogene Larven von Aricia foetida, Polymnia nebulosa und Ophryotrocha puerilis. Auf einen Fundort der letztgenannten Larven, die Aquarien des großen Laboratoriums der Neapler Station, hat mich Herr Professor KORSCHELT freundlichst hingewiesen. Neuerdings habe ich sie auch in großer Menge im Seewasseraquarium des Freiburger Instituts gefunden, welches im Juni 1893 von Rovigno aus beschickt worden war und auch heute noch (Frühjahr 1896), ohne dass inzwischen das Wasser gewechselt worden ist, eine reichhaltige mikroskopische Thierwelt enthält. Die älteren Ophryotrocha-Larven ernähren sich hier ausschließlich von dem verzweigten Rhizopoden Calcituba polymorpha, mit dessen Kalkröhrenstücken der Darm des Wurmes vollkommen ausgefüllt zu sein pflegt.

---

[1] Vgl. auch Miss F. BUCHANAN, On a Blood-forming Organ in the Larva of Magelona. Rep. Meet. Brit. Ass. Ipswich. 1895. Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc. 1896. Part 1.

II. Theil. Versuch zur Aufstellung eines natürlichen Systems der pelagischen Polychätenlarven.

1. Kapitel. Über die Bedeutung und Dauer des Schwärmstadiums.

Die Entwicklungsgeschichte der Polychäten hat bekanntlich von echt pelagischen Formen ihren Ausgang genommen (Lovén, 1840), und obgleich durch Milne Edwards schon sehr frühe (1845) auch die Metamorphose nichtpelagischer Larven bearbeitet worden ist, so haben doch die ersteren die führende Rolle im Gang unserer Kenntnisse, vor Allem auch bei der Aufstellung der mannigfachen Klassifikationsversuche gespielt. Einen durchaus pelagischen Charakter hat schließlich auch die hypothetische Larvengrundform erhalten, welche als Ausgangspunkt für die Betrachtung der Polychäten-Metamorphose zu dienen pflegt.

Bei dieser Entwicklung unserer Kenntnisse und Vorstellungen sind die Gesichtspunkte der phylogenetischen Forschungsrichtung von größtem Einfluss gewesen. Der Lovén'sche Larventypus, der für Busch und J. Müller nur der Ausgangs- und Stützpunkt für klassificirende Versuche gewesen ist, ist zu einer phylogenetischen Grundform von weitgehender Bedeutung geworden und hat als solche die wichtigsten Dienste geleistet, wenn es sich um die Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden zu anderen Formengruppen handelte.

Bleibt man aber innerhalb der Ordnung der Polychäten als einer leidlich scharf umschriebenen Gruppe stehen, so darf man wohl auch der Untersuchung der pelagischen Larven eine andere Richtung geben und die Beziehungen zwischen dem Ausbildungsgrad der Organe und den Verschiedenheiten der Lebensweise als einen besonderen Untersuchungsgegenstand ins Auge fassen. Das nothwendige Bindeglied zwischen der vergleichend-morphologischen und vergleichend-biologischen Betrachtungsweise bildet dann die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Larvenorgane. Da nun freilich bei unseren Larven von einer Anwendung der strengen physiologischen Methoden in den meisten Fällen abzusehen sein wird, so können es im Ganzen nur Analogieschlüsse sein, durch welche einem Organ diese oder jene Funktion zugewiesen wird Ganz allgemein betrachtet werden aber solche Schlüsse um so sicherer sein, je größer und hauptsächlich je verschiedenartiger das Vergleichsmaterial ist. Die Polychätenlarven bieten in beiderlei Hinsicht die denkbar günstigsten Verhältnisse und dürften daher eine fruchtbare Grundlage für die physiologische Anatomie der marinen Metazoen bilden.

Der zeitweise Übergang zum pelagischen Leben während der Metamorphose wird wohl allgemein als eine Anpassungserscheinung betrachtet werden, welche dem Individuum und der Art gewisse Vortheile bringt. Einer dieser Vortheile dürfte sicherlich in der größeren Möglichkeit der Artausbreitung liegen. Würde freilich darin die Hauptbedeutung des Schwärmstadiums für die Polychäten liegen, so würde man zu erwarten haben, dass bei den röhrenbewohnenden Formen, bei welchen eine Ausbreitung der Art durch die erwachsenen Individuen ausgeschlossen ist, die pelagische Lebensweise der Larven besonders zur Entfaltung gelangt. Dies ist bekanntlich nicht der Fall, vielmehr sehen wir gerade hier das Schwärmstadium vielfach vollständig fehlen. In diesem Umstand liegt ein Hinweis darauf, dass die Sicherung der Artausbreitung bei den Polychäten nicht den einzigen, ja nicht einmal einen besonders wichtigen Vortheil der Schwärmerbildung darstellt.

Einen bestimmteren Anhaltspunkt für die Beurtheilung des Schwärmstadiums liefert die verschiedene Beschaffenheit der Eier, aus welchen nichtpelagische und pelagische Larven hervorgehen. Aus großen, dotterreichen (undurchsichtigen) und daher langsam sich entwickelnden Eiern[1] gehen wenig bewegliche Larven hervor, welche sich, im Fall der röhrenbewohnenden Polychäten, nach sehr kurzem Umherschweifen festsetzen und sofort mit der Anlegung der Röhren beginnen. Kleine, dotterarme (durchsichtige) und rasch sich entwickelnde Eier liefern dagegen echt pelagische Larven, die schon in frühen Entwicklungsstadien an die Oberfläche des Wassers treten, und die vertikalen Bewegungen des Planktons begleiten. Beispiele sind hierfür einerseits die Eier von Aricia foetida, Polymnia nebulosa, Ophryotrocha puerilis[1], andererseits die von Psygmobranchus protensus, Eupomatus uncinatus, Phyllodoce maculata[2]. Aus diesem Gegensatz dürfte sich ergeben, dass die Ausstattung der Eier mit reichlichem, grobscholligem Nahrungsdotter gewissermaßen ein Äquivalent darstellt für den Ausfall des pelagischen Schwärmerlebens, oder umgekehrt, dass es in erster Linie ernährungsphysiologische Vortheile sind, welche die Larven an die Meeresoberfläche führen. Sowohl auf Schnitten, als am lebenden Thier kann man sich überzeugen, dass der Darminhalt der jüngsten pelagischen Larven vorwiegend aus einzelligen Algen und Diatomeen besteht, und es ist bekannt, dass die vegetabilischen Planktonorganismen eine eben so ausgiebige als bequeme Nahrung darbieten, welche vermuthlich auch eine raschere Assimilation gestattet, als die im Ei gespeicherten Dottermassen.

---

[1] Es würde nur eine Wiederholung von Bekanntem sein, wollte ich hier noch einmal den Zusammenhang zwischen der Dottermenge der Eier und ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit hervorheben. Immerhin mögen hier einige besonders klare Beispiele Platz finden, welche zu gleicher Zeit geeignet sind, den oben aufgestellten Satz von der Reciprocität zwischen Brutpflege und Schwärmerbildung zu bekräftigen. Die großen und dotterreichen Eier von Aricia foetida entwickeln sich sehr langsam zu der nichtpelagischen Larve: Die Epibolie ist erst gegen Ende des dritten Tages vollendet, am vierten Tag sind die Prototrochzellen deutlich differenzirt, aber erst am fünften Tag erscheinen die Wimpern desselben (SALENSKY). Dagegen vollenden die außerordentlich kleinen und leidlich durchsichtigen Eier der Serpulide Psygmobranchus, welche eine monotroche Trochophora mit Schlagcilien und Scheitelschopf liefern, schon nach 24 Stunden die Epibolie, nachdem geraume Zeit vorher schon der Prototroch aufgetreten ist (SALENSKY). Bei den im Durchmesser nur 0,09 mm messenden, dotterarmen Eiern einer anderen Serpulide, Eupomatus, ist die Bildung der Invaginationsgastrula und die Schließung des Gastrulamundes bereits im Alter von 18 Stunden vollendet. Der Prototroch tritt schon im Blastulastadium auf und die Larven erheben sich bereits während der Gastrulabildung an die Oberfläche (HATSCHEK).

Die in der Dotterspeicherung begründete Brutpflege und die Einrichtung des pelagischen Schwärmstadiums können demnach als Erscheinungen von homologer ernährungsphysiologischer Bedeutung betrachtet werden.

Es sei hier zur Ergänzung hinzugefügt, dass von manchen Forschern, z. B. SALENSKY, auch der Laichgallerte, von welcher hauptsächlich die dotterreichen Eier umhüllt zu sein pflegen, eine Rolle bei der Ernährung zugeschrieben wird. Ich glaube aber, dass es sich hier doch vorwiegend um eine Schutzeinrichtung handelt, welche zumal bei solchen Formen, deren Laich innerhalb der Fluthgrenzen liegt und daher täglich für einige Stunden kein Wasser über sich hat (z. B. bei Clymenella), eine höchstwichtige Bedeutung hat. Gegen die Auffassung SALENSKY's spricht, dass die Mundbildung, also die

---

[1] Die Eier aller dieser Formen sind mit grobscholligem Dotter ausgestattet und haben eine verhältnismäßig bedeutende Größe.

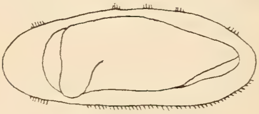
[2] Die Eier von Psygmobranchus sind »excessivement petits« und »assez transparents« (SALENSKY), die von Eupomatus haben im Durchmesser 0,09 mm, sind blass ziegelroth und ziemlich durchsichtig mit feinen Dotterkörnchen (HATSCHEK); die von Phyllodoce maculata werden als grasgrün und »feingekörnelt« beschrieben (M'INTOSH), die einer anderen Phyllodocide als »durchscheinend mit einem Stich ins Bräunliche« (V. DRASCHE).

Möglichkeit einer direkten Nahrungsaufnahme, in der Regel erst dann beginnt, wenn die Larven die Gallerte verlassen. Auch lässt sich die Streckung der Embryonen, wenigstens bei den mir vorliegenden Formen (Aricia, Polymnia, Ophryotrocha), auch ohne die Annahme einer etwa durch Resorption vermittelter Nahrungszufuhr von außen verstehen[1] und überdies findet man die zerfetzten Reste der Laichgallerte auch nach dem Freiwerden der Larven vor, so dass man einen theilweisen Aufbrauch derselben höchstens für diejenigen Larven annehmen kann, welche, gewissermaßen fakultativ, auch nach der vollkommenen Ausbildung des Verdauungstractus in der Gallerte verbleiben.

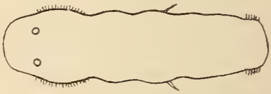
Die folgende Übersicht soll die verschiedene Zeitdauer des Schwärmstadiums deutlicher zur Anschauung bringen.

Man kann hier drei Gruppen unterscheiden, von denen die erste dadurch gekennzeichnet sein möge, dass die Larven einen großen Theil ihrer Entwicklung innerhalb der Laichgallerte durchmachen und dann nur für kurze Zeit mittels des schwach ausgebildeten Wimperapparats umherschwimmen, in der Regel, ohne sich überhaupt zur Wasseroberfläche zu erheben, bezw. sofort zur kriechenden oder festsitzenden Lebensweise übergehen.

Die meisten hierhergehörigen Formen werden von der Unterordnung der Röhrenwürmer gestellt. Einen extremen Fall bildet Aricia foetida, deren Larven erst gegen Ende des sechsten Tages die Gallerte verlassen und zwar nach Anlage von drei, durch Cilienringe angedeuteten intertrochalen Segmenten (Textfig. *B*). Die Cilien des Prototrochs bilden sich unmittelbar darauf zurück und die Larven gehen sofort zur kriechenden Lebensweise über (Salensky).



Textfig. *B*.



Textfig. *C*.

Textfig. *B*. Aricia foetida, eine sechs Tage alte Larve, welche in diesem Stadium die Gallerte verlässt. Seitenansicht. Frei nach Salensky. Ét. dév. Ann. I. Taf. VII, Fig. 8 *Ar*.

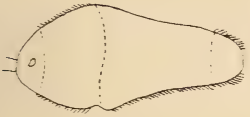
Textfig. *C*. Arenicola cristata, 24 Stunden alte, die Gallerte verlassende Larve. Frei nach Wilson, Obs. early stages. Taf. XXI, Fig. 57.

---

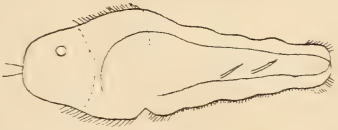
[1] Das scheinbare Wachsthum der Polychätenlarven innerhalb der Gallerte ist keine auffallendere Erscheinung als die außerordentliche Volumentfaltung, von welcher vielfach, namentlich bei dotterreichen Eiern, das Ausschlüpfen der Embryonen begleitet wird. Man vergleiche die Nauplien der Süßwasser-Copepoden und die aus den Wintereiern hervorgehenden Daphnidenjungen.

Die Larve von Arenicola cristata verlässt die Gallerte am dritten Tag im Stadium mit drei intertrochalen Segmenten, von denen das mittlere ein Borstenpaar trägt (Textfig. *C*). Sie schwimmt ein bis zwei Tage an der Wasseroberfläche umher. Schon am fünften Lebenstage nach Anlage von drei Borstenbündelpaaren beginnen aber die Cilien zu schwinden, die Larve sinkt zu Boden und nimmt (unter Umständen auch schon während des Schwärmens) den Röhrenbau in Angriff (Wilson).

In der Familie der Terebelliden finden sich theilweise ganz ähnliche Verhältnisse vor. Bei den Larven von Polymnia nebulosa[1] ist das Stadium, in welchem sie die Gallerte verlassen, ein sehr verschiedenes. Sie können unter Umständen schon als typische, mit großem Scheitelschopf ausgestattete Protrochophoren an die Wasseroberfläche treten (nach eigenen Beobachtungen und nach Salensky, Textfig. *D*), vielfach scheint aber das Verlassen der Gallerthülle erst in einem Stadium vor sich zu gehen, in welchem, wenigstens innerlich, vier intertrochale Segmente angelegt sind, von welchen die beiden hinteren Borsten führen (Textfig. *E*); und mitunter verbleiben sie sogar bis zum Stadium mit vier bis sechs borstenführenden Segmenten in der Gallerte (Milne Edwards, Claparède und Metschnikoff). Die Dauer der freischwimmenden und kriechenden Lebensweise ist bei den segmentirten Larven sehr verschieden, der Röhrenbau kann unmittelbar nach dem Freiwerden erfolgen, es kann aber auch der Festsetzung ein zwei- bis dreitägiges Umherschwimmen vorangehen (Milne Edwards). In dem oben genannten, mit vier intertrochalen Segmenten versehenen Stadium scheinen die Larven einer anderen Art, Terebella conchilega[2], die Gallerte zu verlassen, um sich zu einem wirklich pelagischen



Textfig. *D*.



Textfig. *E*.

Textfig. *D*. Terebella Meckelii (Polymnia nebulosa). Häufigstes Stadium des Ausschlüpfens. Frei nach Salensky, Ét. dév. Ann. I. Taf. VIII, Fig. 8 *Ter*.

Textfig. *E*. Terebella Meckelii. Stadium mit vier intertrochalen Segmenten. Frei nach Salensky, Ét. dév. Ann. I. Taf. VIII, Fig. 9 *Ter*.

---

[1] Polymnia nebulosa v. Mrzllr. = Terebella nebulosa Mont. = Terebella Meckelii D. Ch.

[2] Terebella conchilega Sav. = Lanice conchilega Malmgr.

Leben an die Oberfläche des Wassers zu erheben. Alle Segmente sind mit Rückenwimperbögen, das dritte intertrochale mit »Gehörkapseln«, also mit typischen pelagischen Charakteren ausgestattet. Bereits während der Ausbildung eines weiteren borstentragenden Segmentes wird eine Röhre ausgeschieden und die Larven führen die pelagische Lebensweise fort bis zur Ausbildung von etwa 20 Segmenten und sieben Fühlern (CLAPARÈDE).

Die Terebelliden sind in doppelter Hinsicht interessant; während die erste Art im Übergang zur halb schwimmenden, halb kriechenden Lebensweise eine außerordentliche Willkür zeigt, sehen wir die zweite Art einen entschiedenen Vorstoß in der Richtung der pelagischen Lebensweise machen, unter Mitnahme und Verwerthung der Röhre, also desjenigen Charakters, der sonst gerade das Merkmal der typischen festsitzenden Formen ist.

Ein sehr kurzes, zum Theil schwimmendes zum Theil kriechendes Nomadenleben führen auch die Larven einzelner Serpuliden, so diejenigen von Spirorbis spirillum nur etwa acht bis zehn Stunden lang (AGASSIZ), die von Protula elegans 24 Stunden (MILNE EDWARDS), während allerdings andere echt pelagische Typen darstellen.

Unter den erranten Polychäten ist es die Familie der Euniciden, welche am meisten Anklänge an die eben geschilderte Gruppe zeigt. Die Larven von Diopatra cuprea bleiben beinahe zwei Wochen in der Gallerte und verlassen dieselbe im Stadium mit fünf borstentragenden Segmenten, um sofort zur kriechenden Lebensweise überzugehen (WILSON). Auch anderen Formen, so der bekannten Ophryotrocha puerilis, ist es, trotz der Ausstattung mit intertrochalen Wimperbögen, mit der schwimmenden Lebensweise nicht Ernst, und nur eine Form, die Neapler Eunicidenlarve, steigt bereits im frühesten Protrochophorastadium an die Oberfläche, um hier mehrere Tage ein pelagisches Leben zu führen.

Auch bei den Sylliden scheint, mit wenigen Ausnahmen, die Brutpflege und demgemäß ein nicht-pelagisches Larvenleben vorzuherrschen.

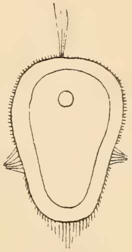
Bei einer zweiten Gruppe kommt die Brutpflege noch in der Bildung einer Laichgallerte zum Ausdruck, die Larven treten aber frühzeitig, mit kräftigen Schlagcilien ausgerüstet, an die Oberfläche und machen einen großen Theil ihrer eigentlichen Metamorphose als pelagische Organismen durch.

Hierher gehören unter den Sedentarien vor Allem die Chätopteriden, die Spioniden und Hermelliden.

Unter den Chätopteriden ist die erste Entwicklung von Chaetopterus pergamentaceus am genauesten bekannt. Die Embryonen bedecken sich im Alter von 12—18 Stunden mit einem vollständigen Cilienkleid. Schon nach 24 Stunden schwimmen die Larven als typische Mesotrochen lebhaft umher (Textfig. *F*) und behalten mindestens zwölf Tage, nach Substitution des erstgebildeten Mesotrochs durch einen dahinter gelegenen, die freischwimmende Lebensweise bei (Wilson).

Bei den Hermelliden und Spioniden treten die Larven als armirte Monotrochen oder Telotrochen in das pelagische Leben ein und letztere bringen es während des pelagischen Zustandes unter allen Polychäten zur größten Anzahl von Segmenten. Über die Dauer dieser Lebensphase ist noch nichts Sicheres bekannt.

Eine theilweise Brutpflege wird auch von den erranten Polychäten, die das Hauptkontingent für diese zweite Gruppe bilden, ausgeübt.



Textfig. *F*.
Chaetopterus pergamentaceus. 24 Stunden alte Larve. Frei nach Wilson, Obs. Taf. XXII. Fig. 80.

Die junge Phyllodoce maculata verlässt am zweiten Tag als Protrochophora die Gallerte, am fünften Tag ist sie zur typischen monotrochen Trochophora geworden (M'Intosh), sie braucht dann vom frühesten Metatrochophorastadium bis zum Stadium mit zwölf intertrochalen Segmenten ungefähr zehn Tage und dann noch etwa vier Wochen, bis die Speciesmerkmale auftreten (Agassiz). Demnach dürfte sie also mehrere Wochen der pelagischen Fauna angehören.

Bei Nereis limbata treten die Prototrochwimpern schon nach 10 Stunden hervor, im Alter von 20 Stunden schwimmt sie als Monotrocha lebhaft umher, nach $2^1/_2$ Tagen ist das charakteristische dreigliedrige naupliusartige Stadium erreicht (Textfig. *A*, p. 80) und die Larve fährt fort, bis zum Auftreten des vierten borstentragenden Segmentes, etwa bis zum zwölften Lebenstage, lebhaft umherzuschwimmen (Wilson).

Die Aphroditide Hermione hystrix erhält schon im Alter von zwölf Stunden Prototroch und Scheitelschopf und 30 Stunden nach der Befruchtung, nach Bildung des Paratrochs, schwimmt die Larve äußerst lebendig umher. Am vierten Tag zeigt sie die Anlagen von drei Segmenten, am sechsten ist sie mit dem Fühlercirrensegment und vier borstentragenden Segmenten ausgestattet (v. Drasche). Wie aus anderen Befunden (Nereis, Polynoë) entnommen werden darf, dürfte sie in diesem Stadium längere Zeit verharren, ehe sie zur Bildung weiterer Segmente und zum Grundleben übergeht.

Für die pelagischen Stadien der Nephthyiden fehlen genauere Zeitangaben.

Erwähnt mag hier nur noch werden, dass außer den Tomopteriden die Aphroditiden, Phyllodociden und deren nächste Verwandten (Alciopiden), so viel bis jetzt bekannt ist, die einzigen Polychätenfamilien sind, in welchen ein vollständiger Übergang der erwachsenen Thiere zum pelagischen Leben vorkommt.

In eine dritte Gruppe möchte ich endlich solche Formen vereinigen, deren Eier ohne Schutzhülle entlassen werden, beziehungsweise selbst einen flottirenden Planktonbestandtheil ausmachen. Hier geht die früheste Entwicklung sehr rasch vor sich und die pelagische Lebensweise nimmt schon in den ersten Stadien ihren Anfang. Zu dieser Gruppe gehören einzelne Arten der oben aufgezählten Familien, so die Serpulide Eupomatus, die sich schon im zweiten Drittel des ersten Tages, noch während der Gastrulabildung an die Oberfläche erhebt (Hatschek). Für die Larven anderer hierher gehöriger Formen, so namentlich von Polygordius, fehlen genauere Angaben über die Dauer des pelagischen Lebens.

Aus dieser Übersicht geht hervor, dass von solchen Formen an, welche unmittelbar nach dem Verlassen der Laichgallerte zur festsitzenden Lebensweise übergehen, alle Übergänge vorhanden sind bis zu solchen, deren Eier bereits dem Plankton angehören und bei denen mindestens die früheren Stadien der Metamorphose während des pelagischen Lebens durchlaufen werden.

2. Kapitel. Allgemeine Morphologie der pelagischen Polychätenlarven.

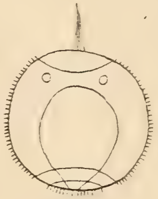
Sieht man ab von den wenigen holotrichen Vorkommnissen[1], sowie von den Chätopteriden, welche eine ganz besondere Stellung einnehmen, so lassen sich die meisten nicht-pelagischen Larven, aber auch zahlreiche pelagische Formen, bezüglich der allgemeineren Gestaltsverhältnisse und der Anordnung der Bewimperung auf einen Typus zurückführen, den ich als Protrochophora in folgender Weise charakterisiren möchte:

Der noch mund- und afterlose Körper ist Anfangs kugelig, später birnförmig oder länglich-oval. Er trägt an seinem vorderen (oberen) Pol einen kurzen Scheitelschopf und ist von einer breiten, mit kurzen Cilien besetzten Wimperzone umkleidet, zu welcher mit Beginn der Streckung des Körpers ein hinterer Wimperkranz hinzukommt (Textfig. *G*).

---

[1] Planulaähnliche Formen ohne Scheitelschopf werden angegeben für Nereis diversicolor (M. Schultze, Entw. Aren. 1856, Taf. IX, Fig. 12), Sacconereis helgolandica (M. Müller, Sacc. Helg. 1855, Taf. II, Fig. 6), Terebella zostericola (Willemoes-Suhm, Biol. Beob. 1871, Taf. XXXIII, Fig. 27).

Eine ziemlich verbreitete Erscheinung ist ferner, worauf gleich hier hingewiesen werden soll, das frühzeitige Auftreten eines vor der breiten Wimperzone gelegenen schmäleren Wimperreifes, den man als apicalen Wimperring oder Akrotroch bezeichnen kann. Nachgewiesen ist derselbe bei der Eunicide Diopatra (WILSON), bei der M. SCHULTZE'schen »Arenicola«-Larve[1] (M. SCHULTZE, CUNNINGHAM und RAMAGE), ferner bei zwei pelagischen Formen, nämlich bei der von CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF beschriebenen Phyllodocidenlarve und bei der Neapler Polynoë-Trochophora (Fig. 1 *a*). Endlich führt auch die Ophryotrocha-Larve, aber im Gegensatz zu den übrigen Formen erst in späteren Stadien, am Kopfsegmente zwei Wimperreife (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, KORSCHELT). Bei den beiden pelagischen Formen ist er unvollständig, in allen Fällen aber scheint er nur von kurzem Bestande zu sein, und diese beiden Umstände, verbunden mit seinem sporadischen, aber doch in den verschiedensten Gruppen verbreiteten Auftreten, legen die Vermuthung nahe, dass es sich hier um ein rudimentäres Organ handelt. Im Hinblick auf die sonstige streng segmentale Anordnung der Wimperreife könnte man in dem Auftreten des Akrotrochs einen Hinweis auf eine ursprüngliche Zusammensetzung des Kopfsegmentes aus mehreren. d. h. mindestens zwei Segmenten erblicken[2].



Textfig. *G*.
Protrochophora einer Eunicide. Frei nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, Beiträge. Taf. XV, Fig. 1.

In so fern der Akrotroch nur den jüngsten Stadien als ein rasch verschwindendes Merkmal zuzukommen pflegt (mit Ausnahme von Ophryotrocha), kann derselbe neben apicalem Wimperschopf, breiter vorderer Wimperzone und Paratroch als ein weiteres Attribut der Protrochophora genannt werden.

Die Protrochophora, als die jüngste Larvenform der meisten tubicolen und vieler erranten Anneliden, tritt nur in wenigen Fällen ohne Veränderung des primitiven Schwimmapparates an die Wasseroberfläche[1]. In der Regel fährt sie fort, innerhalb der Laichgallerte zu rotiren und beginnt auch hier schon mit der Segmentbildung, einem Process, der bereits vorher durch die Streckung des Körpers und das Auftreten des Paratrochs eingeleitet worden war. Die Wachsthumsvorgänge, durch welche die Protrochophora zum Annelid wird, bestehen nun vor Allem darin, dass die Zellen der vorderen Wimperzone in der Richtung der Längsachse der Larve sich zusammenziehen, wodurch eine Verschmälerung der vorderen Wimperzone zu Stande kommt[2], und dass die allmähliche intercalare Segmentbildung nach dem MILNE EDWARDS'schen Gesetze Platz greift.

---

[1] Vermuthlich zu den Ariciiden gehörig. Vgl. EHLERS, Arenic. 1892.

[2] Bekanntlich setzt sich jede Gehirnhälfte der Anneliden entwicklungsgeschichtlich aus einem vorderen und einem hinteren Lappen zusammen, die nach KLEINENBERG bei Lopadorhynchus aus zwei selbständigen, hinter einander gelegenen Anlagen hervorgehen. Dieser Umstand, sowie die vielfach verbreitete Hintereinanderstellung der Kopffühlerpaare würde mit der oben gemachten Annahme gut im Einklang stehen.

Die intercalare Segmentbildung ist wohl als gleich gerichtete Fortsetzung desjenigen Theilungsvorganges zu betrachten, der aus dem kugeligen Embryo eine Telotrocha hervorgehen lässt. Bei dem letztgenannten ungleichen Zweitheilungsvorgang stellt der vordere Larvenabschnitt (das Kopfsegment) gewissermaßen das abgeschnürte, in der Ausbildung der Sinnes- und Bewegungsorgane vorangehende Tochtersegment, das Analsegment dagegen den in der Organentwicklung zurückbleibenden Rest des Muttersegmentes dar. Die beiden ungleichen Produkte würden demnach etwa in demselben Verhältnis zu einander stehen, wie bei der Strobilation die abgeschnürte Ephyra zum basalen Theil des Scyphostoma, und dem entsprechend gestaltet sich auch der weitere Verlauf des Segmentirungsprocesses als eine gleichgerichtete Fortsetzung des ersten Theilungsvorganges.

Bei der zunächst schwimmenden Bewegung der wachsenden Larve, in- und außerhalb der Gallerte, genügt der primitive, in erster Linie aus Prototroch und Paratroch bestehende Wimperapparat bald nicht mehr, so gering auch das Steig- und Schwimmvermögen bei den in der nächsten Nähe der Brutstätte sich herumtreibenden Jungen zu sein braucht. Da aber speciell bei den Tubicolen eine Verwendung der überaus kurzen Fußstummeln als Ruderorgane ausgeschlossen ist, so kann die Schwimmbewegung nur durch Ausbildung von weiteren Wimperreifen an den intertrochalen Segmenten unterhalten werden. Der Wachsthums- und Segmentbildungsprocess der

---

[1] So die Neapler Eunicidenlarve (nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF und eigenen Beobachtungen), und die Larve von Polymnia nebulosa in einigen von mir beobachteten Fällen.

[2] Trotz ihrer Breite besteht z. B. bei Polymnia nebulosa die vordere Wimperzone nur aus einem einzigen Zellreifen, welcher später den beschriebenen Verschmälerungsprocess durchläuft (SALENSKY). Auch bei Aricia ist Anfangs nur ein Zellreif vorhanden und dasselbe dürfte, einigen Abbildungen bei FEWKES zufolge, für die Eunicidenlarven gelten.

nicht-pelagischen Larven ist also gegenüber dem der pelagischen nicht nur durch das allmähliche Auftreten der Segmente, sondern auch durch den weiteren Umstand charakterisirt, dass hier, in Folge des Auftretens von zahlreichen segmental angeordneten Wimperapparaten, ein höheres Maß von Homonomie zwischen Kopf- und Endsegment einerseits und den intertrochalen Segmenten andererseits erreicht wird.

Wenden wir uns nun gleich zu dem anderen Extrem, zu den echt pelagischen Larven erranter Formen, beispielsweise der Aphroditiden und Phyllodociden, so treten, in offenbarer Anpassung an die pelagische Lebensweise, sowohl in Bezug auf die erste Ausstattung der jüngsten freien Stadien, als auch hinsichtlich des Verlaufes der Wachsthums- und Segmentbildungsprocesse typische Eigenthümlichkeiten hervor.

Erstens wird hier der Prototroch schon von vorn herein als schmaler, mit kräftigen Schlagcilien bestandener Reif angelegt. Da, wo ein apicaler Schopf vorkommt, pflegen die Cilien desselben von bedeutender Länge zu sein. Der Akrotroch scheint eine noch vergänglichere Erscheinung als bei den nicht-pelagischen Formen zu sein.

Zweitens findet nicht eine allmähliche Segmentbildung statt, sondern es kommt eine in der Regel scharf bestimmte Anzahl von mehreren Segmenten beinahe gleichzeitig zur Anlage und Entfaltung.

Drittens wird bei einer längeren und ausgeprägteren pelagischen Lebensweise das primitive Schwimmorgan nicht durch Hinzufügung weiterer homologer Wimperreife unterstützt, sondern es wird eine frühzeitige Verwendung der wohlausgebildeten Parapodien als pelagischer Ruderorgane erstrebt. Wenn auch der Zusammenhang zwischen diesem Substitutionsvorgang und der oben erwähnten Eigenthümlichkeit des Segmentbildungsprocesses, nämlich der gleichzeitigen Ausbildung mehrerer Segmente, nicht vollkommen klar liegt, so dürfte doch anzunehmen sein, dass die Möglichkeit einer länger andauernden pelagischen Lebensweise dadurch wesentlich erleichtert wird, dass das primitive Schwimmorgan, der Wimperapparat, durch ein sofort in vollem Umfang funktionirendes sekundäres Organ, den Ruderapparat, ersetzt werden kann. Dies hat aber die gleichzeitige Ausbildung einer größeren Anzahl von Segmenten zur Voraussetzung. Ich möchte also in dieser letzteren Erscheinung einen Vorgang sehen, der geeignet ist, »in möglichst kurzer Zeit das

Nectochaetastadium in ausgiebiger Weise mit Schwimmwerkzeugen auszurüsten«[1].

Mit dieser vollkommenen Substitution des primitiven Schwimmorgans und mit dem raschen, gewissermaßen abgekürzten Entwicklungsprocess, durch welchen die ersten (»primären«) intertrochalen Segmente zur Entfaltung kommen, steht im Zusammenhang, dass zwischen Kopf-, After- und intertrochalen Segmenten von vorn herein ein viel größeres Maß von Heteronomie besteht, und dass also die Ausbildung von segmentalen Wimperreifen nur in sehr geringem Umfang zu Stande kommt (Polynoïnen, Nereïden). Mutatis mutandis wird wohl auch die hier häufig vorkommende vollkommene Unterdrückung des perianalen Paratrochs (Polynoïnen, Phyllodociden) als Ausdruck einer weiter getriebenen Heteronomie gedeutet werden dürfen.

Es sind im Vorhergehenden einige typische Gegensätze der nicht-pelagischen Larven einerseits, der echt-pelagischen andererseits in Kurzem charakterisirt worden. Eben so wie es aber bezüglich der Zeitdauer des pelagischen Daseins alle Übergangsformen giebt, so finden wir auch hinsichtlich der Gestaltverhältnisse und Wachsthumsprocesse eine ganze Reihe von Zwischenstufen zwischen den beiden Extremen. Die Übersicht über diese Vorkommnisse wird aber dadurch erschwert, dass beim Übergang zum pelagischen Leben nicht immer der im Obigen charakterisirte Weg (frühzeitige Ausbildung des Schlagcilienapparates, gleichzeitige Segmentbildung) gewählt wird, sondern dass die verschiedenartigsten Versuche gemacht werden, die pelagische Lebensweise zu gewinnen und das Schweb- und Steigvermögen zu erhöhen. Um einen Überblick über die mannigfaltigen Anpassungserscheinungen zu bekommen, dürfte es nicht unzweckmäßig sein, von der natürlichen Eintheilung der Polychäten in tubicole und errante Formen auszugehen, weil, wie schon in dem Bisherigen angedeutet worden ist, die Ausbildung pelagischer Larvencharaktere in der ersteren Gruppe als Ausnahme, in der zweiten dagegen als Regel zu betrachten ist. Ich unterscheide demnach im Folgenden vier Gruppen oder Ausbildungsstufen.

I. Tubicole Polychäten mit nicht-pelagischen Larven.

(Terebellidae, Ariciidae, ? Arenicolidae.)

Entwicklung der dotterreichen Eier in der Laichgallerte, Schwärmzeit kurz oder ganz fehlend. Die jüngsten, in der Gallerte rotirenden

---

[1] Spät. Entw. Polyn. p. 277.

Larven sind Protrochophoren mit breiter Wimperzone und frühzeitig auftretendem hinterem Wimperkranz (Paratroch). Scheitelschopf und Akrotroch stellen, wenn überhaupt vorhanden, rasch verschwindende Bildungen dar.

Allmähliche Vermehrung der Segmente. Die zuerst gebildeten sind mit vollständigen oder unvollständigen Wimperbögen versehen.

Der Zeitpunkt des Verlassens der Laichgallerte, innerhalb deren sich die Jugendformen mittels des Wimperapparates bewegen, sowie die Dauer der freischwimmenden beziehungsweise kriechenden Lebensweise ist selbst innerhalb einer und derselben Species beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Ein Aufsteigen an die Wasseroberfläche kommt bei vielen Formen überhaupt nicht vor, nur in wenigen Fällen (Terebella conchilega) befähigt die polytroche Beschaffenheit des Schwimmorgans zu einer längeren pelagischen Lebensweise[1].

II. Tubicole Polychäten mit echt-pelagischen Larvenformen.

In verschiedenen Abtheilungen der Tubicolen wird der Übergang zur pelagischen Lebensweise in vollkommener und anscheinend selbständiger Weise vollzogen. Einzelne dieser Formen zeigen noch Anklänge an die erste Gruppe, vor Allem in der allmählichen Segmentbildung und in der Neigung zur Polytrochie, andere hinwiederum weisen echt-pelagische Charaktere auf, so die frühzeitige Ausbildung eines typischen Prototrochs und die Umwandlung des Kopfabschnittes zur Schwimmglocke. Sie lassen sich daher mit einem gewissen Recht in einer Reihe einordnen, wenn auch freilich die Mittel, durch welche die primitiven Schwimmorgane in ihren Funktionen unterstützt bezw. abgelöst werden, außerordentlich mannigfaltig sind.

a. Chätopteriden. Die ersten Larvenstadien sind hauptsächlich durch WILSON's Beschreibung der Entwicklung von Chaetopterus pergamentaceus bekannt geworden. Danach bedeckt sich der Embryo im Alter von 12 bis 18 Stunden mit einem vollständigen Wimperkleid, welches über den Zellen des späteren Mesotrochs, sowie am Hinterende aus besonders langen Cilien besteht. Das Vorderende ist mit einem langen Cilienschopf, also einem echt pelagischen Merkmal, ausgestattet (s. oben p. 99, Textfig. *F*).

---

[1] In einem anderen Fall, bei Terebellides Stroemii, stellen allerdings schon die jüngsten Larven Telotrochen mit gut pelagischen Charakteren dar. Entgegen der Ansicht ihres Beobachters, WILLEMOES-SUHM, möchte ich denn auch ein frühzeitiges Aufsteigen derselben an die Wasseroberfläche für wahrscheinlich halten.

Die Bewimperung der ganzen Körperoberfläche bleibt noch sehr lange bestehen, auch dann noch, wenn der inzwischen deutlicher differenzirte Mesotroch durch einen dahinter gelegenen substituirt wird, ein Vorgang, der im Alter von 12 Tagen seinen Abschluss gefunden hat. Bei anderen Chätopteriden scheint im eigentlich pelagischen Zustand die Bewimperung auf die beiden Mesotroche beschränkt zu sein, wie denn auch diese in der Mehrzahl der Fälle die einzigen Bewegungsorgane sein dürften.

Bis vor Kurzem war noch keine Beobachtung bekannt geworden, durch welche das mesotrochale Schwimmorgan der Chätopteridenlarven den übrigen Vorkommnissen hätte näher gerückt werden können. Ein solches Zwischenglied zwischen den Mesotrochen und den gewöhnlichen Telotrochen scheint nun aber die Neapler Syllidenlarve (Fig. 6) darzustellen, welche außer Prototroch und terminalem Paratroch noch zwei mit diesen vollkommen gleichartige, also im Ganzen vier Wimperreife besitzt. Die zwischen dem ersten und zweiten, sowie die zwischen dem zweiten und dritten Kranz befindlichen Segmente zeigen zunächst eine niedrigere Ausbildungsstufe, als die zwischen dem dritten und vierten befindlichen (Fig. 21), lassen jedoch auf Schnitten ihre Abgrenzung deutlich an der Anordnung der Drüsen und aus dem Vorhandensein von schwach ausgebildeten Septen erkennen. Wenn man in Betracht zieht, dass andere Syllidenlarven rein polytroch sind und andererseits, dass bei der Neapler Larve aus dem mit vier Reifen versehenen Stadium später ein telotroches hervorgeht, so können also die vierreifigen Stadien als ein Mittelglied zwischen den reinen Polytrochen und reinen Telotrochen betrachtet werden, hervorgegangen durch Lokalisirung und Verstärkung der Wimperbildung auf bestimmte Segmente und vollkommene Unterdrückung derselben in den übrigen. Stellt man sich überhaupt als Prototyp der segmentirten Larve nicht die Telotrocha, sondern die Polytrocha vor, so kann man auch bei den Chätopteriden eine derartige Lokalisirung der Wimperkränze annehmen, in der Weise, dass hier diejenigen des Kopf- und Endsegmentes unterdrückt sind. Und eben so wie bei der Syllidenlarve die vor dem dritten Reif gelegenen Segmente zunächst nur sehr unvollständig differenzirt sind, so tritt auch bei der Mesotrocha die Gliederung der vor den Cilienkränzen gelegenen Segmente erst späterhin hervor. Es lässt sich demnach die Entwicklung von ein oder zwei in der Mitte des Wurmleibes gelegenen Wimperreifen sehr leicht verstehen, ohne dass man auf einen Vergleich derselben mit dem perianalen Kranz der Telotrochen zurückgreifen muss[1].

b. Spioniden. Die jüngsten pelagischen Stadien sind armirte, d. h. mit einem Paar provisorischer Schutzborstenbündel ausgestattete Monotrochen (Nerine), welche unter allmählicher Segmentbildung bald in ein telotroches und polytroches Stadium übergehen. Die Polytrochie ist aber in so fern nicht mehr eine reine, als sämmtliche Wimperreife mehr oder weniger unvollständig bezw. mehrfach durchbrochen und nur der Prototroch und perianale Kranz mit eigentlichen kräftigen Schlagcilien ausgestattet sind. Bei älteren, mit vielen Segmenten versehenen Larven genügt daher der Wimperapparat nicht mehr als Schwimmorgan: die Bewegung wird nunmehr hauptsächlich durch schlangen- oder aalartige Windungen des Körpers vermittelt, eine Erscheinung, die namentlich bei der mit hochpelagischen Charakteren ausgestatteten Magelona-Larve zur Ausbildung gelangt ist (»Nectosomastadium«).

Von einer armirten Trochophora nehmen noch andere Larven den Ausgang, so vor Allem die vermuthungsweise in die Familie der Maldaniden eingereihte Mitraria. Dieselbe schlägt jedoch einen ganz besonderen Entwicklungsgang ein, der an gewisse Vorkommnisse bei den Phyllodociden erinnert: eine größere Anzahl von Segmenten wird in dem zwischen Mund und After zusammengedrängten Keimstreif beinahe gleichzeitig angelegt und eben so gleichzeitig zur Entfaltung gebracht. Bei der Fortbewegung dieser Larve spielt jedenfalls eine wichtige Rolle das Kontraktionsvermögen des einer Medusenglocke (Kirgisenhut, Metschnikoff) ähnlichen Kopfsegments.

Auch die Hermelliden gehen in ihrer Metamorphose von einer armirten Monotrocha aus, die jedoch schon vor dem Auftreten der ersten Segmente den Wimperapparat verlieren soll (Quatrefages).

c. Serpuliden. Während bei einigen Serpuliden eine ausgiebige Brutpflege zur Ausbildung gelangt ist und in Folge dessen keine Schwärmerstadien auftreten (Protula), sehen wir bei anderen (Eupomatus, Pomatoceros, Psygmobranchus) die jungen Larven als typisch ausgebildete monotroche Trochophoren gleich zu Anfang der Metamorphose an die Oberfläche treten. Sie zeigen in Bezug auf die morphologischen Verhältnisse unter allen Tubicolen die größte Ähnlichkeit mit den Trochophoren erranter Formen, jedoch findet die Ausbildung der Segmente und die Entfaltung der Borstenbündel in allmählicher Weise statt (Psygmobranchus) und die Schwärmzeit ist nur von kurzer Dauer: die telotrochen Larven scheinen sich fast allgemein bereits nach Anlage von drei Borstensackpaaren zum Festsetzen vorzubereiten (Pomatoceros, Psygmobranchus, Salmacina).

---

[1] Vgl. Korschelt u. Heider, Lehrb. p. 181.

Bei den Serpuliden ist also, wie dies auch bei Sabellaria und anderen mehr vereinzelten pelagischen Vorkommnissen unter den echten Tubicolen der Fall ist, die pelagische Lebensweise auf die ersten Larvenstadien beschränkt. Es bilden sich während des pelagischen Lebens nur wenige Segmente aus und die Polytrochie scheint im Zusammenhang damit vollkommen unterdrückt zu sein.

d. Die Archianneliden mögen hier, am Ende der Tubicolenreihe, ihren Platz finden. Die Polygordius-Larve geht als echt pelagische Form aus einer typischen Monotrocha hervor, welche später zur Telotrocha wird. Durch außerordentliche Entwicklung der Schwimmglocke wird es der Larve ermöglicht, im pelagischen Telotrochastadium eine sehr große Anzahl von Segmenten zur Entfaltung zu bringen.

Die Polygordius-Larve ist die einzige Polychätenlarve, welche nur mit Hilfe des in excessiver Weise ausgebildeten primitiven Schwimmorgans, also ohne Übergang in ein sekundäres Nectosoma- oder Nectochaetastadium, ein länger andauerndes pelagisches Leben führt und während dessen eine große Anzahl von Segmenten (bis zu 30) anzulegen im Stande ist.

III. Errante Polychäten ohne pelagische Larvenformen.

Unter den erranten Formen zeigen die Euniciden, schon was die Lebensweise der ausgewachsenen Thiere anbelangt, am meisten Anklänge an die Tubicolen. Trotz aller Beweglichkeit und Schwimmfähigkeit besitzen, so viel bekannt ist, alle Euniciden in hohem Maße die Fähigkeit, sich Röhren anzulegen, welche als vorübergehende Aufenthalts- und Zufluchtsorte dienen[1]. Auch bezüglich der Entwicklungsgeschichte schließen sich die Euniciden der I. Gruppe an: die in der Laichgallerte aufwachsenden Larven von Diopatra (Wilson) und Lumbriconereis (Fewkes) zeigen bezüglich der Anordnung der Bewimperung und der Wachsthumsvorgänge die größte Ähnlichkeit mit tubicolen Formen[1]. Der Aufenthalt in der Gallerte dauert in der Regel längere Zeit, eine eigentliche Schwärmzeit fehlt und selbst bei typisch polytrochen Eunicidenlarven (Ophryotrocha) kommt es, so viel bekannt ist, zu keinem pelagischen Schwärmerleben.

---

[1] Bekannt sind vor Allem die federkielartigen, durch ventilartige Klappen verschließbaren Röhren von Onuphis tubicola O. F. M.

Nur eine Form, die Neapler Eunicidenlarve, passt sich in eigenthümlicher, wiederum einen besonderen pelagischen Typus darstellender Weise dem Aufenthalt an der Meeresoberfläche an: die mit langem Scheitelschopf ausgerüstete Protrochophora (Textfig. *G*, p. 101) geht hier unmittelbar, d. h. ohne sich zur echt-pelagischen Schwimmglocken-Trochophora umzubilden, in ein nectochätaartiges Stadium über (Fig. 3—4). Die Larve bleibt auch zunächst, bis zum Stadium mit drei borstenführenden Ruderpaaren, dem pelagischen Leben treu: ich habe sie wenigstens wiederholt in Gesellschaft der Polynoë-Trochophoren, der Nephthys-Telotrochen und der Magelona-Larven, also typisch pelagischer Formen gefunden.

Eine ähnliche Stellung, wie die Euniciden, nehmen die Sylliden ein. Hier liegt zum Theil eine hochentwickelte Brutpflege vor, und so zeigen denn z. B. die Larven von Sacconereis helgolandica, die in der ausgestülpten Bauchwand des Weibchens ihre erste Entwicklung durchlaufen, ähnliche Gestalt- und Wachsthumsverhältnisse, wie sie bei den Tubicolen und Euniciden zu beobachten sind[2]. Auch hier ist demnach eine Neigung zur Polytrochie zu beobachten[3] und einzelne dieser polytrochen Larven gesellen sich denn auch für längere oder kürzere Zeit dem Plankton bei (Harpochaeta; Neapler Syllidenlarve, Fig. 6—7). Einen Anklang an die echt-pelagischen Errantenlarven zeigen diese Formen aber darin, dass die Anzahl der während des pelagischen Lebens gebildeten Segmente eine ziemlich eng begrenzte ist: bei Harpochaeta kommt es zur Entwicklung von 13 intertrochalen Segmenten, bei der Neapler Larve sind es 14 oder 15.

Bei den beiden erranten Familien der Euniciden und Sylliden finden wir demnach nur vereinzelte pelagische Typen: dort, bei den Euniciden, in einem Falle (Neapler Eunicidenlarve, Fig. 3—4) ein eigenthümliches, gewissermaßen abgekürztes Entwicklungsverfahren, hier bei den Sylliden primitive Polytrochen (Harpochaeta) oder mesotrochenähnliche Formen mit Lokalisirung der Bewimperung auf bestimmte Segmente (Fig. 6).

---

[1] Auf diese Ähnlichkeit, die u. A. auch auf die Anwesenheit eines Akrotrochs bei Diopatra begründet ist, hat auch schon Fewkes hingewiesen.

[2] Vgl. M. Müller, Sacc. Helg. 1855. Taf. II, Fig. 6—8.

[3] Vgl. R. Greeff, Pel. Ann. Canar. 1879. Taf. XIV, Fig. 33—35.

IV. Errante Formen mit echt-pelagischen Larven.

(Nephthyiden, Nereiden, Phyllodociden, Aphroditiden.)

Bei den meisten erranten Familien finden wir eine Reihe von Charakteren vereinigt, welche als ausgesprochen pelagisch bezeichnet werden müssen und vereinzelt bereits bei den früher besprochenen Polychätengruppen zu beobachten waren:

Die jüngsten Larven sind typische, meist monotroche Trochophoren, deren Prototroch in sehr frühen Embryonalstadien[1] zur Anlage kommt und mit kräftigen Schlagcilien versehen ist. In den meisten Fällen erscheint nach der ersten Streckung des Körpers auch ein perianaler Paratroch.

Die Leistungsfähigkeit des primitiven Schwimmorgans wird dadurch erheblich verstärkt, dass der ganze Kopfabschnitt, unter Umständen unter Betheiligung des nächstfolgenden (Fühlercirren-) Segmentes, sich zur Schwimmglocke ausbildet. Bei einer so aberranten Form, wie Polygordius, wird wohl Niemand die Bedeutung des blasenförmig erweiterten Vorderkörpers als Schwimmglocke ernstlich bestreiten wollen. Aber auch bei den echt-pelagischen Larven der erranten Formen ist eine, wenn auch verschiedengradige Ausbildung der Schwimmglocke Schritt für Schritt zu verfolgen. Bei den Metatrochophoren der Polynoïnen tritt namentlich, wenn der unter dem Prototroch befindliche Muskelring stark kontrahirt ist, die blasige Auftreibung der Umbrella in schönster Weise hervor, und dasselbe gilt für die Nereiden (s. o. p. 80, Textfigur *A*). Nicht minder zeigen die Nephthys-Larven im Stadium der Metatrochophora vorübergehend eine außerordentliche Entwicklung des Kopfsegmentes (Fig. 5) und es haben schon Claparède und Metschnikoff bei Besprechung ihrer Nephthys-Larve darauf aufmerksam gemacht, dass bei allen (?) Telotrochen die Höhle des Kopflappens durch den magenartig erweiterten Darmbogen fast vollkommen eingenommen ist. Zweifellos handelt es sich hier um eine Schwerpunktsverlegung: die blasige, mit Leibeshöhlenflüssigkeit ausgefüllte und daher an und für sich relativ leichte Schwimmglocke nimmt während des Wachsthums des Hinterleibes,

---

[1] Bei Nereis limbata lässt sich schon beim Übergang vom Acht- zum Sechzehnzellenstadium je die kleinere der durch Theilung der Mikromeren entstehenden Tochterzellen als Prototrochmutterzelle nachweisen (Wilson, Cell-Lin. Ner. 1892. p. 388. Taf. XIV, Fig. 13—14).

so viel als möglich den schweren, durch den Mageninhalt belasteten Verdauungsapparat auf. — Auch bei der vierten Familie, den Phyllodociden, prävalirt wenigstens in den Anfangsphasen des Metatrochophorastadiums die halbkugelförmige Umbrella an Volumen nicht unbedeutend gegenüber dem metamerenbildenden Hinterleib, so dass dieses Volumverhältnis schon wiederholt als charakteristisch für die betreffenden Larven hervorgehoben worden ist. Kurz, es wird innerhalb dieser ganzen Verwandtschaftsgruppe angestrebt, die leichtere Schwimmglocke so weit zur Entfaltung zu bringen, dass ihr womöglich noch die Einlagerung anderer Organe zugemuthet werden kann, ohne dass dem Prototroch seine Hauptfunktion, den Körper in senkrechter Haltung schwebend zu erhalten, unmöglich gemacht wird. Es soll im histologischen Abschnitt gezeigt werden, dass die specifische Erleichterung des schwimmglockenartig ausgebildeten Kopfsegments nicht bloß auf der flüssigen Füllmasse, dem Leibeshöhlenserum, beruht, sondern auch im Bau der Epidermis seinen Ausdruck findet[1].

Als ein weiterer wichtiger pelagischer Charakter, der bei den Aphroditiden und Nereiden in ausgeprägter, bei den Phyllodociden und Nephthyiden in weniger scharfer Form hervortritt, wurde schon oben, im allgemeinen Theil, die gleichzeitige Anlage und gleichzeitige Entfaltung einer größeren Anzahl von Segmenten und der zugehörigen Ruder hervorgehoben. Mit diesem so zu sagen abgekürzten oder sprungweisen Entwicklungsmodus steht aber, wie gleichfalls schon oben erwähnt worden ist, in enger Verknüpfung die vollkommene Substitution des primitiven Schwimmorgans durch den mit Schwimmborsten ausgestatteten Ruderapparat, also die Einschaltung einer zweiten Phase des pelagischen Larvenlebens, des »Nectochaetastadiums«.

Kopf- und Endsegment einerseits und die intertrochalen Segmente andererseits zeigen, in Folge jenes mehr unstetigen Entwicklungsverlaufs, von vorn herein eine größere Heteronomie als bei den langsam und stetig wachsenden Larven der Tubicolen und im Zusammenhang damit ist die Polytrochie, das Kennzeichen der ursprünglichen Homonomie der Segmente, bis auf geringe Spuren unterdrückt[2].

---

[1] Ganz ähnliche Betrachtungen haben für einige pelagische Larven aus den Familien der Terebelliden und Serpuliden Geltung. Auch bei der Terebellides-Larve ist der Magendarm zum großen Theil in den Hohlraum der Umbrella verlegt (Willemoes-Suhm) und eine typische Schwimmglocke mit weitem Leibeshöhlenraum führt uns auch die Eupomatus-Larve vor Augen.

[2] Die Polynoë-Nectochäten des Neapler Frühjahrauftriebes tragen an den

Eine weitere Ausbildungsstufe zeigt der simultane Segmentvermehrungsprocess bei den Phyllodociden. Hier bleibt in vielen Fällen das Wachsthum der Rückenseite des Hinterleibes hinter dem der Bauchseite bedeutend zurück. Es kommt zur Ausbildung eines Keimstreifes oder einer Bauchplatte, ohne dass zunächst eine entsprechende Verlängerung des Hinterleibes Platz greift. Dieses einseitige Wachsthum, das besonders schön bei Lopadorhynchus (KLEINENBERG) hervortritt, kann ein solches Maß erreichen, dass sogar eine Krümmung des hinteren Abschnittes des Keimstreifens nach der Dorsalseite erfolgt, wobei die von hinten nach vorn zusammengedrückten Partien der Rückenwandung sich in Form eines Mantels (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF) oder kragenförmigen Schildes (AGASSIZ) über den Körper falten[1].

Das Nectochaetastadium stellt die Grundlage für den vollständigen Übergang der erwachsenen Thiere zum pelagischen Leben dar, welchen wir in der That bei den Aphroditiden, Phyllodociden und deren nächsten Verwandten (Alciopiden) in wiederholten Fällen vollzogen sehen[2].

Aus der obigen Zusammenstellung geht hervor, dass die morphologischen Gestaltungen, welche den Übergang zum pelagischen Leben ermöglichen, die allerverschiedensten Stufen und Richtungen der Ausbildung zeigen. Es ist, wie wenn zahlreiche selbständige Parallelversuche gemacht worden wären, die Vortheile der pelagischen Lebensweise zu erlangen, oder umgekehrt, von der letzteren zur Brutpflege zurückzukehren.

---

dorsalen Fußstummeln kurze Cilienbögen und eben so treten bei den Nereïdenlarven intersegmentale, seitlich gelagerte Cilienbögen (incomplete mesotrochal bands of cilia) auf (SALENSKY, WILSON).

[1] Die Einbeziehung der Rumpfanlage in eine Ektodermfalte kann aber eine noch viel größere Ausdehnung annehmen, so bei drei von KLEINENBERG (Lop. 1886. p. 194) beobachteten Larven, von denen eine unbestimmt ist, die zweite eine echte Phyllodocide, die dritte ein echter Polygordius ist. Bei diesen Larven entspringen vom Scheitel Muskeln, die sich am vorderen Rand des Annelidenrumpfes ansetzen und durch ihre Kontraktion denselben in den Hohlraum der Schwimmglocke hereinziehen können. Dabei stülpt sich die »Subumbrella« zu einer Kreisfalte um, deren Ränder sich so zusammenschnüren, dass bloß ein kleines rundes Loch übrig bleibt, welches vom äußersten Schwanzende des im Inneren tauartig aufgewundenen Rumpfes ausgefüllt ist.

[2] Vgl. insbesondere E. v. MARENZELLER, Sur une Polynoïde pelagique (Nectochaeta Grimaldii nov. gen., nov. sp.) recueillie par l'Hirondelle en 1888. Bull. Soc. Zool. France. Vol. XVII. 1892. — C. VIGUIER, Études sur les animaux inférieurs de la Baie d'Alger. II. Recherches sur les Annélides pélagiques. Arch. Zool. exp. et gén. (2). Vol. IV. 1886.

Man könnte nun daran denken, aus den verschiedenen vorliegenden Typen des Entwicklungsvorganges einen ursprünglichen zu konstruiren, aber ein solcher Versuch stößt naturgemäß auf die größten Unsicherheiten. Denn so wenig sich im Allgemeinen die heute existirenden Arten einer beliebigen Formengruppe zu einer einfachen phylogenetischen Reihe zusammenordnen lassen, so wenig dürfen wir die vor uns liegenden Entwicklungsmoden für etwas Anderes ansehen als für die vorläufigen Endergebnisse der nach verschiedenen Richtungen aus einander gehenden Entwicklungsmöglichkeiten. Nun steht aber der jeweils eingeschlagene Entwicklungsmodus in engster Beziehung zu den speciellen Lebensbedingungen, und wenn wir schon über die Lebensbedingungen der heute lebenden Formen wenig genug wissen, so fehlt uns vollends jeder Anhaltspunkt für die Beantwortung der Frage, unter welchen Bedingungen sich die Embryonen und Larven der hypothetischen Urpolychäten entwickelt haben.

Bei allen diesbezüglichen Spekulationen kommt aber außerdem in Betracht, dass nicht bloß die allgemeine biologische Grundlage, sondern auch der durch ontogenetische und morphologische Untersuchungen gewonnene Boden eine Menge von Unsicherheiten besitzt. Dies mag durch ein einfaches Beispiel deutlich gemacht werden. Es ist unter Bezugnahme auf die Befunde bei Terebella nebulosa vermuthungsweise ausgesprochen worden[1], es möchten vielleicht die mit Wimperkränzen versehenen Larven das Folgestadium von atrochen, d. h. mit einem gleichmäßigen Wimperkleid bedeckten Formen darstellen. Die Embryonen von Terebella nebulosa besitzen nämlich eine breite vordere, mit kurzen Wimpern bekleidete Zone, während bei den Larven ein schmaler, mit kräftigeren Cilien bestandener Reif auftritt. Ähnliches gilt auch für die Eunicidenlarven, und man könnte demnach zu dem Schluss kommen, dass der typische Prototroch der pelagischen Trochophora nicht nur ein ontogenetisches, sondern auch ein phylogenetisches Folgestadium einer mehr gleichmäßig über den Körper vertheilten, kurzen Bewimperung darstelle[2].

Nun hat aber SALENSKY gerade für Terebella nebulosa gezeigt[3], dass bereits bei den Embryonen die kurzen Wimpern einem einzigen, sehr breiten Zellreifen aufsitzen, und dass die weitere Metamorphose in der Weise vor sich geht, dass diese Zellen sich in der Richtung der Längsachse des Embryos verschmälern. Die Voraussetzung, welche der oben citirten Hypothese zu Grunde liegen dürfte, dass nämlich der Prototroch aus einer mehr holotrichen Bewimperung durch örtliche Koncentrirung auf wenige Zellen hervorgegangen ist, trifft also gerade für Terebella nebulosa nicht zu, vielmehr begegnen wir auch bei dieser (im Allgemeinen nichtpelagischen) Form schon in den frühesten Embryonalstadien einer scharf differenzirten, aus einem einzigen Zellreifen bestehenden Protochanlage. Hinsichtlich der Ontogenese des Prototrochs unterscheidet sich also der Entwicklungsgang von Terebella nebulosa in keinem wesentlichen Punkt von demjenigen einer pelagischen Form, z. B. Nereis, nur dass dort die Rotation in der Laichgallerte, hier das Steig- und Schwebvermögen die jeweiligen Größe- und Stärkeverhältnisse des Schwimmorgans bedingt.

---

[1] KORSCHELT u. HEIDER, Lehrb. p. 180.

[2] Wie dies von SPENGEL für eine fern abstehende Larvenform, die Tornaria, beschrieben worden ist. Hier treten offenbar die Zellreifen des perianalen Hauptwimperringes in Folge allmählicher Differenzirung an Stelle von weniger distinkt umschriebenen, kurzhaarigen Wimperbändern.

[3] Im Gegensatz zu früheren Angaben von MILNE EDWARDS, wonach sich die Bewimperung Anfangs auf drei Segmentanlagen erstrecken soll.

Angesichts aller dieser Schwierigkeiten scheint es mir, behufs Gewinnung eines zunächst rein praktischen Überblicks über die Entwicklungstypen der pelagischen Larven, am zweckmäßigsten zu sein, von den unsegmentirten Anfangsstadien, speciell von der mehr oder weniger schematisirten Trochophora, abzusehen und den Ausgangspunkt weiter nach vorwärts zu verlegen. Ich möchte von der Thatsache ausgehen, dass es sich um die Entwicklung eines segmentirten Thieres handelt, und zweitens von der wohl annehmbaren Hypothese, dass die Homonomie der Segmente ein primitiveres Verhältnis darstellt, als die Heteronomie[1]. Dem zufolge würde also, wie ich in den vorhergehenden Abschnitten wiederholt anzudeuten Gelegenheit hatte, die allmähliche Segmentbildung und die gleichmäßige Ausstattung der Segmente mit Bewegungs- und Sinnesorganen einen einfacheren Wachsthumsmodus darstellen als die unstetige Entstehung und die von vorn herein ungleichmäßigere Differenzirung der

---

[1] Diese ursprüngliche Homonomie würde nicht nur die morphologischen, sondern auch die physiologischen Verhältnisse, speciell auch die Wachsthums- und Regenerationsvorgänge betreffen. In letzterer Hinsicht dürfte namentlich von Interesse sein, dass ältere Polygordius-Larven, denen das Endsegment und die hinteren Partien des segmentirten Hinterleibes abgeschnitten wird, einen Theil der entfernten Segmente zu regeneriren im Stande sind, wie ich auf Grund einer vor drei Jahren in Triest angestellten Versuchsreihe an anderer Stelle näher zu berichten gedenke.

Glieder. Die zum Kopfabschnitt verschmolzenen Segmente, die intertrochalen und das Endglied, stellen dieser Auffassung zufolge ursprünglich vollkommen gleichwerthige Elemente dar, denen sämmtlich die Tendenz zur Ausbildung eines äquatorial gelegenen Wimperbandes zukommt. Je nachdem früher oder später eine Arbeitstheilung, beziehungsweise eine Lokalisirung des pelagischen Bewegungsorgans auf bestimmte Segmente Platz greift, lassen sich folgende Gruppen unterscheiden:

1. Reine Polytrochen: sämmtliche Wimperkränze zeigen die nämliche Ausbildung	Harpochaeta (Syllide), [Terebella conchil.]	Allmähliche Segmentbildung.
2. Differenzirung einzelner Wimperreife zu Hauptschwimmorganen; allmähliches Zurücktreten der übrigen.		
a. Differenzirung einer bestimmten Anzahl ziemlich gleichmäßig über den Körper vertheilter Wimperreife	Neapler Syllidenlarve mit vier Wimperreifen (Fig. 6)	
b. Differenzirung d. Wimperreife eines oder mehrerer mittlerer Körpersegmente	Chätopteriden (Mesotrochae)	
c. Differenzirung des präoralen und perianalen Reifes, allmähliches Zurücktreten der intertrochalen. Verstärkung bezw. Substitution des primitiven Schwimmapparates durch sekundäre Einrichtungen.		
α. Die unvollständigen und schwächer ausgebildeten intertrochalen Reife bleiben als Nebenschwimmorgane bestehen. Frühzeitiger Schwund d. Schwimmglocke, Übergang zum Nectosoma-Stadium	Spioniden	
β. Vollkommener Schwund d. intertrochalen Reife. Excessive Entwicklung der Schwimmglocke	Polygordius	
γ. Von den intertrochalen Reifen bleiben nur Reste übrig. In den Anfangsstadien mächtige Entfaltung der Schwimmglocke.		
αα. Frühzeitige Rückkehr zum Grundleben	Serpuliden	
ββ. Einrichtung einer sekundären pelagischen Phase (Nectochaeta-Stadium)	Nephthyiden, Nereïden, Phyllodociden, Aphroditiden [Euniciden].	Gleichzeitige Anlage und Entfaltung einer mehr od. weniger bestimmten Anzahl »primärer« Segmente.

Die obige Zusammenstellung hat zunächst nur den Zweck, eine orientirende Übersicht über den Formenreichthum und die verschiedenen Ausbildungsstufen der pelagischen Larven zu geben. Es kann aber nicht entgehen, dass diese Zusammenstellung im großen Ganzen auch dem natürlichen System entspricht, in so fern einerseits die meisten Familien als geschlossene Gruppen eingereiht werden konnten, andererseits die Tubicolen der Hauptsache nach gegen den einen Flügel hingerückt sind, während das Gros der Errantien den anderen Flügel ausmacht. Auf diesen Punkt soll im folgenden Abschnitt noch etwas näher eingegangen werden.

3. Kapitel. Über den Gang der Metamorphose innerhalb engerer Verwandtschaftsgruppen.

Während bei den Tubicolen der Übergang zur pelagischen Lebensweise die verschiedenartigsten Gestaltungen im Gefolge hat, zeigen die Errantien ein mehr einheitliches Bild. Nur die Sylliden und eben so die Euniciden, welch letztere auch in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ihre näheren Beziehungen zu den Tubicolen erweisen, nehmen eine Art Sonderstellung ein.

Immerhin finden wir auch bei den übrigen Errantienfamilien eine Reihe von besonderen Vorkommnissen. Einige derselben treten in mehreren Familien gleichzeitig auf und sind so charakteristisch, dass es wohl angängig ist, sie bei der Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Gruppen zu verwerthen. Freilich hat man dabei mit der größten Vorsicht vorzugehen, da in vielen Fällen die scheinbare Abwesenheit eines solchen Merkmals bei dritten Gruppen nur in der lückenhaften Beobachtung begründet ist.

Ein Beispiel hierfür bildet die Entstehungsweise des Schlundes. Kleinenberg war bekanntlich der Erste, der für zwei Phyllodocidenlarven, insbesondere für Lopadorhynchus, die Entstehung dieses Organs aus zwei Divertikeln des Stomodäums nachgewiesen hat, und noch von Korschelt und Heider (1890) wird dieser Befund als ein der Lopadorhynchus-Larve eigenthümliches Vorkommnis bezeichnet. Gegen die Annahme eines isolirten Auftretens dieses Bildungsmodus sprachen aber schon damals eine kurze Angabe Kleinenberg's über Nephthys, ferner sein Hinweis auf eine Salensky'sche Abbildung, betreffend die Entwicklung der Serpulide Pileolaria, und endlich einige Abbildungen bei Claparède und Metschnikoff, welche wiederum auf Phyllodocidenlarven Bezug hatten. Inzwischen konnte von mir (1894) auch für Polynoë derselbe zweischichtige Bau der Stomodäumdivertikel und ihre Betheiligung am Aufbau des definitiven Schlundes gezeigt werden, und zur Zeit bin ich im Stande, dieselben zweischichtigen Divertikel auch bei den Neapler Nephthys- und Eunicidenlarven nachzuweisen (vgl. Fig. 19 und 25 *b*). Endlich geht aber auch aus einer Abbildung Wilson's deutlich hervor, dass auch bei Nereis etwas Ähnliches auftritt: in Fig. 87 seiner Nereis-Arbeit sind an dem ventral betrachteten Embryo zu beiden Seiten des Stomodäums kugelförmige Gebilde (»stomodaeal glands«) wahrzunehmen, die mit den Vorkommnissen bei den oben erwähnten Formen zweifellos zusammenzustellen sind. Demnach ist bei den meisten Gruppen der Errantien das Auftreten zweier stomodäaler Divertikel vor Ausbildung des definitiven Schlundes nachzuweisen und der Befund bei Lopadorhynchus nimmt nicht mehr jene isolirte Stellung ein.

Für unseren Zweck bietet einen geeigneten Ausgangspunkt diejenige Familiengruppe, über deren Zusammengehörigkeit unter den Autoren wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit bestehen dürfte, nämlich die Reihe Alciopiden - Phyllodociden - Hesioniden - Sylliden[1]. Die Phyllodociden und Hesioniden sind trotz der verschiedenen Beschaffenheit der Cirren so nahe verwandt, dass sie lange Zeit hindurch zu einer einzigen Familie zusammengezogen worden sind, die Alciopiden können als Phyllodociden mit ausgeprägt pelagischen Charakteren betrachtet werden und andererseits sind die Sylliden mit den Hesioniden durch mannigfache Übergänge verbunden[2].

Es ließe sich nun an und für sich erwarten, dass die engere Verwandtschaft dieser Familien auch in dem Verlauf der Metamorphose einigermaßen zum Ausdruck kommt. Dies ist aber vom heutigen Standpunkt unserer Kenntnisse aus keineswegs zu erkennen. Allerdings ist uns von der Entwicklung der Hesioniden noch gar nichts bekannt und eben so wenig wissen wir, wie die freischwimmenden Jugendformen der Alciopiden vor ihrer Einwanderung in die Ctenophoren aussehen[3]. Dagegen zeigen die beiden anderen Gruppen, die Phyllodociden und Sylliden, hinsichtlich der Metamorphose die größtmöglichen Verschiedenheiten: dort ausgeprägt pelagische Larvencharaktere und theilweise ein vollständiger Übergang zur pelagischen Lebensweise, hier eine ausgedehnte Brutpflege (Exogone, Syllis pulligera). Auch in den wenigen Fällen, in welchen Syllidenlarven zum pelagischen Leben übergehen (die Busch-Müller-Korschelt'sche Harpochaeta und die Neapler vierreifige Larve), tritt — wofern deren Diagnose als Syllidenlarven überhaupt richtig ist — auch nicht die entfernteste Beziehung zwischen der Larven-Metamorphose der beiden Familien hervor. Es ist möglich, dass die noch unbekannten Jugendformen der Hesioniden einmal die Brücke bilden werden, jedenfalls stehen wir aber vorläufig vor einer auffallenden Divergenz, die im Hinblick auf die sonst wahrzunehmende Ähnlichkeit in der Entwicklung verwandter Formen besonders befremden muss.

---

[1] Vgl. Ehlers, Borstenwürmer. p. 63. — E. Grube, Mittheilungen über die Familien der Phyllodoceen und Hesioneen. in: Jahresb. Schles. Ges. 1879.

[2] Grube, l. c. p. 3.

[3] Vgl. Kleinenberg, Lopadorh. p. 47.

Zu bestimmteren Ergebnissen gelangen wir bei Betrachtung der Aphroditiden. Während von mehreren Autoren die selbständige Stellung dieser Familie betont und ihr demgemäß der Platz am äußersten Flügel der Errantien-Reihe angewiesen wird, sind andere, z. B. Ehlers, geneigt, sie in die Nähe der Phyllodociden zu stellen. In der That scheint auch eine Reihe entwicklungsgeschichtlicher Merkmale auf eine engere Beziehung zwischen den zwei Familien hinzuweisen. Schon die Ausdehnung des pelagischen Larvenlebens und der vielfache Übergang zur dauernd pelagischen Lebensweise könnten hier angeführt werden, noch mehr verdienen aber wohl folgende gemeinsame Charaktere Beachtung:

1) Die Metamorphose sowohl der Aphroditiden, speciell der Polynoïnen, als auch der Phyllodociden geht von einer monotrochen Trochophora mit wohl ausgebildeter Schwimmglocke aus; ein perianaler Paratroch pflegt in der Regel überhaupt nicht zur Anlage zu kommen[1]. Diese Unterdrückung des hinteren Wimperkranzes kommt sonst bei Larven mit länger andauernder pelagischer Lebensweise nicht vor.

2) Die Umbrella ist bei den Larven beider Familien mit mehreren, an die Ventralseite gerückten Cilienschöpfen und Ciliengruben ausgestattet. Eine Homologisirung dieser als Sinnesorgane zu deutenden Gebilde soll im histologischen Theil versucht werden, an dieser Stelle sei nur darauf hingewiesen, dass derartige Organe bei anderen pelagischen Polychätenlarven nur ausnahmsweise und in anderer Form aufzutreten scheinen.

3) Beide Gruppen stimmen in der gleichzeitigen, also nicht successiven Anlage einer mehr oder weniger bestimmten Anzahl von Segmenten überein. Doch ist diese Erscheinung bei den Polynoïnen ausgeprägter und erinnert so mehr an die Verhältnisse bei Nereidenlarven.

4) In beiden Gruppen entstehen die Parapodien aus ursprünglich drei Knospen (dorsaler Cirrus, bezw. Elytre; gemeinschaftliche Anlage der beiden Borstensäcke; ventraler Cirrus). Während aber

---

[1] Eine Ausnahme bilden v. Drasche's sowie die von mir beobachtete Neapler Phyllodocidenlarve, welche sich beide auch sonst sehr nahe stehen.

bei den Polynoïnen noch im Metatrochophorastadium die Trennung der beiden Borstenköcheranlagen erfolgt, kommt bei den Phyllodociden (und Hesioniden) in der Regel nur ein Borstenköcher zur Ausbildung, derjenige, an dem der Bauchcirrus haftet[1].

5) Bei beiden Familien und nur bei diesen treten im Mitteldarm schon im Trochophorastadium (Phyll., Fig. 8) oder erst in der Metatrochophora (Polynoë) in typischer Weise »Perlzellen« auf: diese, zuerst von KLEINENBERG beschriebenen Entodermelemente zeigen im ganzen Zellplasma in gleichmäßiger und dichter Anordnung annähernd gleich große, perlförmige Tropfen einer bei Anwendung von Osmiumgemischen gelblich färbbaren, wahrscheinlich öl- oder fettartigen Substanz. Von diesen Tropfen sind die Ölkugeln im Mitteldarm anderer Larven durch ihre unregelmäßige Größe, ihre Vertheilung in zahlreichen Zellen und durch intensive Schwarzfärbung bei Anwendung von Osmiumgemischen in typischer Weise verschieden (vgl. z. B. Fig. 25 *a*—*b*).

Alle diese Übereinstimmungspunkte in der Metamorphose der Polynoïnen und Phyllodociden scheinen mir zu sehr ausgeprägt zu sein, als dass sie sammt und sonders als einfache Konvergenzerscheinungen betrachtet werden könnten, ich möchte vielmehr annehmen, dass sie in ihrer Gesammtheit wohl zu Gunsten derjenigen Auffassungsweise sprechen, welche die Aphroditiden in nähere Beziehungen zum Verwandtschaftskreis der Phyllodociden bringt.

Eine weitere Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Unterordnung der Errantien stellen die beiden Familien der Euniciden und Nereiden (Lycoriden) dar. Obwohl sie durch typische Charaktere von einander getrennt sind, zeigen sie doch auch wieder so viele Berührungspunkte, dass sie im System fast allgemein an einander gereiht werden. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht haben sie das Gemeinsame, dass das pelagische Larvenleben zu einer viel geringeren Ausbildung gelangt, als in dem Verwandtschaftskreis der Aphroditiden und Phyllodociden[2]. Wird jedoch einmal die freischwimmende bezw. pelagische Lebensweise eingeschlagen, so zeigen die betreffenden Stadien eine sehr große Ähnlichkeit: wie ein Vergleich der in Fig. 4 abgebildeten Neapler Eunicidenlarve und der WILSON'schen Nereis-Larve (Textfig. *A* auf p. 80) zeigt, stimmen beide Formen im Besitz einer halbkugelförmig gewölbten Umbrella, in der Ausstattung mit Fühler- und Analcirren und in der vorläufigen Ausbildung von drei wohlentwickelten, mit zweigliedrigen Borsten versehenen Ruderpaaren überein. Man kann sich dem Eindruck nicht verschließen, dass in diesem Zusammentreffen ein näherer Grad von Verwandtschaft zum Ausdruck kommt.

---

[1] Eine Ausnahme bilden eine Gattung der Phyllodociden (Notophyllum) und einige Gattungen der Hesioniden, bei welchen noch ein zweiter Borstenköcher auftritt. Vgl. GRUBE, l. c. p. 2.

[2] Für Nereis cultrifera giebt SALENSKY ausdrücklich an, dass die Larve keine pelagische Lebensweise führt. Andererseits kommen thatsächlich Nereis-Larven im Neapler Auftrieb vor, und eben so dürften die dreigliedrigen Stadien von Nereis limbata, obwohl dies von WILSON nicht betont wird, während ihres mehrere Tage andauernden Ruhestadiums sich zur Oberfläche erheben. Bei den

Dieses dreigliedrige, von WILSON nicht unzweckmäßig mit dem Nauplius verglichene Stadium, welches jedenfalls bei Nereis limbata, wahrscheinlich aber auch bei der Neapler Eunicidenlarve einen längeren Ruhezustand darstellt, zeigt andererseits auch wieder eine große Ähnlichkeit mit dem Nectochaetastadium von Polynoë und mit dem entsprechenden (mit vier Ruderpaaren ausgestatteten) Stadium von Hermione (v. DRASCHE). Auch die Nectochaeta von Polynoë bedeutet, wie schon M. MÜLLER vermuthet hat, und wie ich für die Triester Form zeigen zu können glaubte, ein längeres Ruhestadium, in welchem die Larve ein pelagisches Räuberleben führt. Wir können also als gemeinsame Eigenthümlichkeit der Aphroditiden, Nereiden und Euniciden hervorheben, dass hier die gleichzeitige Ausbildung und Entfaltung einer bestimmten und beschränkten Anzahl von primären Rudersegmenten, d. h. also die unstetige Segmentbildung und die Einschaltung eines länger andauernden Nectochaetastadiums, in besonders scharfer Weise hervortritt.

Da, wo eine eigentlich pelagische Lebensweise fehlt, wie z. B. bei Nereis cultrifera, schlüpft die Larve allerdings auch im typischen »dreigliedrigen« Stadium aus (SALENSKY, Étud. 1882. Taf. XXIV, Fig. 10 *N*). Sie setzt aber schon zwei Tage darauf ein viertes und am sechsten Tage ein fünftes borstentragendes Segment an. Auch diese mehrgliedrigen Larven zeigen, bis auf den Mangel des unpaaren Scheitelcirrus und der Elytren, eine große Ähnlichkeit mit den Polynoë-Nectochäten (vgl. SALENSKY's Fig. 11 *N* mit der Fig. 4 meiner Polynoë-Arbeit).

Es bleiben nun noch die Nephthyiden[1] zur Besprechung übrig.

Euniciden herrscht Brutpflege vor, jedoch gesellt sich die Neapler Larve den typischen Planktonorganismen bei (s. oben p. 109).

[1] Über die Entwicklung der Amphinomiden und Glyceriden liegen bis jetzt keine Angaben vor. Eine von MILNE EDWARDS auf hoher See zwischen Stromboli und Messina gefischte Larve (Rech., 1845, Taf. VII, Fig. 41,

Dieser Familie wird bekanntlich eine durchaus selbständige Stellung im System eingeräumt. Im Gesammthabitus zeigen die Telotrochen und eben so die späteren Stadien Ähnlichkeiten mit manchen Polynoïnen und Nereiden, jedenfalls stellen dieselben hoch angepasste pelagische Formen dar. Charakteristisch für die Nephthyidenlarven, aber wohl ohne wesentliche systematische Bedeutung, ist die starre Körperform, der außerordentlich mächtig entwickelte, mehrzeilige Paratroch, das reichliche Auftreten von mannigfaltig gefärbten, namentlich hellblauen Pigmenten, und endlich der großkernige Gewebscharakter.

Im Vorstehenden wurde bezüglich der Errantien der Versuch gemacht, entwicklungsgeschichtliche Merkmale für systematische Zwecke zu verwenden. Es scheint mir eine lohnende Aufgabe zu sein, bei weiterem Fortschreiten in der Kenntnis der Formen und Lebensverhältnisse auch diese Seite im Auge zu behalten.

III. Theil. Vergleichende Histologie und Physiologie des Integumentes.

Nicht nur die gröberen morphologischen Verhältnisse und die Wachsthumsvorgänge der Polychätenlarven werden durch die Einrichtung des pelagischen Schwärmerzustandes und die größere oder geringere Ausdehnung desselben nach den verschiedensten Richtungen hin beeinflusst, auch der feinere Bau und das physiologische Verhalten der Einzelorgane muss naturgemäß einen Ausdruck des jeweiligen Anpassungsgrades darstellen. Am klarsten tritt diese Wechselbeziehung hervor in der Beschaffenheit des Integumentes, weil dasselbe in direkter Berührung mit der Außenwelt steht und daher den sich verändernden äußeren Bedingungen am raschesten mit entsprechenden Organisationen nachzukommen hat. Es sollen im Folgenden die besonderen Gestaltungen, welche die verschiedenwerthigen Bestandtheile des Integumentes bei den pelagischen Formen aufweisen, einer vergleichend-histologischen Betrachtung unterworfen werden. Es wird dann, wenigstens bei einer Reihe dieser Einzelorgane, der Versuch gemacht werden können, auch ihre physiologische Leistung zu beurtheilen und demnach Richtung und Maß ihrer Entwicklung zu dem jeweiligen Ausbildungsgrad des pelagischen Larvenlebens in Beziehung zu setzen.

---

p. 165) wird von diesem Forscher vermuthungsweise zu Amphinome gestellt, dürfte jedoch, wie schon CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF hervorgehoben haben (Beitr. 1869. p. 177), sicherlich in den Formenkreis der Spioniden gehören.

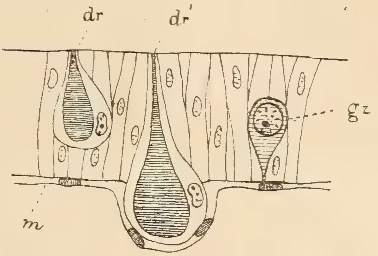
1. Kapitel. Allgemein zell- und kerngeschichtliche Bemerkungen.

Methoden der Untersuchung. Schon bei meiner früheren Untersuchung über die Polynoë-Entwicklung hatte ich Osmium- und Platinchloridgemische mit Erfolg angewandt. Bei meinem diesmaligen Aufenhalt in Neapel benutzte ich daher fast ausschließlich als Konservirungsmittel eine von vom Rath empfohlene Mischung von der Zusammensetzung: 500 ccm koncentrirte wässerige Pikrinsäurelösung, 3 ccm Essigsäure, 3 g Platinchlorid, 2 g Osmiumsäure. Ich ließ die Mischung im Allgemeinen etwa eine viertel Stunde lang einwirken, es stellte sich aber heraus, dass auch bei einer bedeutend längeren Einwirkung — bis zu 24 Stunden — ganz ähnliche Resultate erzielt werden: das undifferenzirte Zellplasma der ektodermalen Elemente bleibt vollkommen durchsichtig und nimmt keinen der angewandten Farbstoffe (Alaunkochenille, Hämatoxylin) an, die Pigmentkörnchen und -tröpfchen sind je nach ihrer Größe gelb oder braunschwarz, und die Inhaltsmassen der secernirenden Zellen zeigen bei Alaunkochenillefärbung alle Abstufungen von blassviolett bis dunkel karminroth, bei Anwendung von Hämatoxylin sämmtliche Nuancen von hellblau bis blauschwarz, oder von blasslila bis dunkelviolett. In der scharfen Differenzirung der pigmentführenden Tröpfchen und Körnchen und der intercellulären Sekretmassen sehe ich den Hauptvorzug der angewandten Methode, während allerdings die Darstellung des feineren Nervenverlaufs nicht glückte. Vielleicht ließe sich in dieser Richtung etwas durch eine noch intensivere und längere Einwirkung der Mischung und durch ausgiebige Reduktion mit rohem Holzgeist erzielen. Da aber während meines Aufenthaltes an der Station, so lange ich lebendes Material zur Verfügung hatte, mein Augenmerk auf andere Punkte, vor Allem auf die Anordnung und Veränderungen der Pigmente, gerichtet war, so habe ich diesbezügliche Versuche nicht weiter verfolgt, eben so wie ich auch einige vielversprechende, an der Phyllodocidenlarve vorgenommene Versuche mit Methylenblaufärbung aus Zeitmangel vorläufig aufgeben musste.

Gegenüber den angewandten Reagentien zeigten mehrere nicht-pelagische Larven (Aricia, Polymnia), sowie unter den pelagischen Formen die Phyllodocidenlarve ein abweichendes Verhalten, indem, offenbar in Folge starker Durchtränkung der Gewebe mit öl- und fettartigen Substanzen, die längere Einwirkung der Mischung eine störende Bräunung hervorrief.

Bei der Beobachtung der lebenden Larven (speciell auch bei Anwendung der Methylenblaufärbung) hat mir das H. E. Ziegler'sche Durchströmungs-Kompressorium ganz vorzügliche Dienste geleistet.

Allgemeine Beschaffenheit des Körperepithels. Das Ektoderm bewahrt während des größten Theiles der Larvenentwicklung seinen einschichtig epithelialen Charakter (Textfig. *H*). Die beim Embryo niedrig-prismatischen Zellen nehmen zu Beginn der Larvenmetamorphose eine säulen- oder keilförmige Gestalt an und durchsetzen die ganze Tiefe des Ektoderms, welch letzteres durch eine im Allgemeinen stetig gewölbte Fläche nach innen zu begrenzt ist. Dies gilt zunächst sowohl für die noch undifferenzirten, als auch für die bereits differenzirten Elemente. Die Wimperzellen, die Rückenpigmentzellen der Spio-Larve (Fig. 35—37), die schmalen, Anfangs drüsig funktionirenden Elemente der Cirrusanlagen (Fig. 22 *ac*), die Elemente der Borstensäcke sind hierfür besonders bezeichnende Beispiele, ich glaube aber, in Übereinstimmung mit Kleinenberg[1], auch für den Mutterboden des Bauchmarkes mindestens eine sehr lange Fortdauer der einschichtig epithelialen Anordnung annehmen zu dürfen. Allerdings ist es mir bis jetzt nicht geglückt, dies durch Isolirung der Elemente endgültig festzustellen, aber einzelne Bilder, so die Längsschnitte durch die Euniciden-Nectochaeta (Fig. 22), lassen nicht wohl eine andere Deutung zu.



Textfig. *H.*
Schema des einschichtigen Körperepithels einer Polychätenlarve, speciell aus der Kopfregion der Phyllodocidenlarve. *dr* und *dr'*, Drüsenzellen; *gz*, Ganglienzelle; *m*, Mesodermbelag.

Einige Ausnahmen von der Regel sollen gleich hier erwähnt werden. Die den »automatischen Ganglienzellen« Kleinenberg's entsprechenden Elemente der Neapler Phyllodocidenlarve scheinen sich sehr frühe von der peripherischen Oberfläche des Ektoderms loszulösen, ihr äußeres Ende nimmt eine stumpf-kuppenförmige Gestalt an und es gewinnt den Anschein, als ob die Zellen nach Loslösung von der äußeren Oberfläche gewissermaßen zwischen den undifferenzirten Ektodermelementen herabgleiten und sich auf einem tieferen Niveau tropfenförmig zusammenballen (Fig. 20 *gzb*; Textfig. *H*, *gz*).

Eine Ausnahme in umgekehrter Hinsicht bilden häufig die Drüsenzellen. Dieselben runden sich in vielen Fällen an ihrem inneren Ende ab und ziehen sich dann entweder von der inneren Grenzfläche des Ektoderms zurück (vgl. z. B. Fig. 20; Textfig. *H*, *dr*), oder aber sie durchbrechen dieselbe gewissermaßen gegen die Leibeshöhle zu, indem sie die mesodermale Belegschicht vor sich her ausstülpen (Textfig. *H*, *dr'*). Letzteres ist beispielsweise der Fall bei den großen zwiebelförmigen Schleimdrüsenpacketen, welche in großer Menge im Kopfabschnitt und in den seitlichen Partien der Neapler

---

[1] Nach Kleinenberg ist dies bei Lopadorhynchus noch der Fall, wenn sich bereits die Borstensäcke, die ventralen und dorsalen Cirren zu differenziren beginnen (Lopadorh. 1886. p. 101).

Syllidenlarve auftreten und mit ihren breit kuppelförmigen Innenabschnitten den größten Theil der Leibeshöhle ausfüllen (die Fig. 21 stellt einen flachen Tangentialschnitt durch die eine Seite der Larve dar: zwischen den Drüsen und den Septen sind die spaltförmigen Reste der Leibeshöhle getroffen).

Die Ektodermzellen bilden im Übrigen kein vollkommen festes Gefüge. Schon am lebenden Objekt sind zwischen denselben verschiedengestaltige Lücken zu beobachten, welche, durch intercelluläre Spalten mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen und deren Inhalt dieselbe Lichtbrechung und Färbung wie die Leibeshöhlenflüssigkeit zu zeigen pflegt[1]. Dass diese »Saftlücken«, welche nicht zu verwechseln sind mit den später zu beschreibenden »Skelettzellen«, nicht etwa Kunstprodukte sind, hervorgerufen durch ein Auseinanderweichen der Zellen in Folge des Druckes des Deckglases, geht daraus hervor, dass derartige Gewebslücken in ganz der nämlichen Form auch bei Anwendung der Osmiumsäure-Platinchloridmischung zur Anschauung kommen (Fig. 15, 25 *a*, 27, 38 bei *sl*). Namentlich bei der Spio- und Magelona-Larve habe ich diese Verhältnisse sowohl beim lebenden Objekte als auf Schnitten beobachtet, und bei ersterer glaubte ich eine besondere Entfaltung des Saftlückensystems in Verbindung mit den ektodermalen Pigmentnetzen der jungen Segmente nachweisen zu können (Fig. 14). Auf diese Verhältnisse wird weiter unten nochmals eingegangen werden.

Was die Bedeutung der größeren Saftlücken und -spalten anbelangt, so wird man den peripherisch gelegenen nicht nur eine Rolle bei der allgemeinen Saftcirkulation, sondern auch eine specielle respiratorische Bedeutung zuweisen dürfen. Darauf scheint mir ein Befund bei der Spio-Larve nachdrücklich hinzuweisen. An den äußeren Enden der Rückenwimperbögen, also zwischen diesen und den großen Rückenpigmentflecken, findet sich in einigen der vorderen Segmente[2] jederseits eine kleine hohlzapfenförmige Erhebung, deren Wandung aus mehreren außerordentlich niederen Zellen besteht, und deren Hohlraum mit einigen in der Tiefe des Ektoderms gelegenen

---

[1] Bei der Magelona-Larve sind beide durch eine blassrosa Färbung gegenüber den vollkommen durchsichtigen und farblosen Geweben ausgezeichnet.

[2] Ich bin auf diese kleinen Erhebungen erst auf Querschnittserien gestoßen und kann daher, da ich sie am lebenden Objekt nicht beobachtet hatte, über die Anzahl der damit ausgestatteten Segmente keine vollkommen sicheren Angaben machen. Doch scheinen sie im Stadium mit acht bis zehn borstentragenden Segmenten nur im dritten und vierten Segment aufzutreten.

Saftspalten in Verbindung steht (Fig. 36 und 37 *K*). Diese Zapfen dürften wohl kaum anders denn als primitive Kiemen gedeutet werden können, welche die seröse Körperflüssigkeit in engste Nachbarschaft mit dem umgebenden Medium bringen. Die von den Zapfen umschlossenen Hohlräume scheinen mir aber nur graduell und durch ihre theilweise Erhebung über die allgemeine Körperoberfläche von den übrigen Ektodermspalten verschieden zu sein, so dass wohl auch für die letzteren überhaupt, so weit sie peripher gelagert sind, eine entsprechende Funktion angenommen werden darf[1].

Beschaffenheit der Kerne. Das allgemeine Gepräge eines larvalen Gewebes wird in Folge der Dichtigkeit, der Größe und, um mich so auszudrücken, des frischeren Aussehens der Kerne und in Folge der einfacheren Ausbildung der intracellulären Differenzirungen zum großen Theil durch die Beschaffenheit der Zellkerne bestimmt. In erster Linie gilt dies selbstverständlich für solche Organe und Gewebe, welche noch in der Bildung begriffen und noch mit keinem ihrer Theile in eine vorübergehende oder in die endgültige Funktion eingetreten sind. Aber auch solche Gewebe, welche bereits in specifischer Weise zu funktioniren begonnen haben, zeigen aus den oben angeführten Gründen jenen dichtkernigen, häufig syncytialen Charakter, der beim erwachsenen Thiere hauptsächlich in den blinden Endabschnitten der Geschlechtsorgane wiederzufinden ist. Als Beispiele seien hier nur erwähnt das Bauchmark, die Borstensäcke, Cirrusknospen und die paarigen Schlundanlagen der Eunicidenlarve (Fig. 25 *a*—*b*, *bm*, *sc*, *schl*).

Was die Kerne der in Bildung begriffenen Gewebe anbelangt, welche ich in Anlehnung an einen botanischen Ausdruck (»Bildungsgewebe«) kurz als »Bildungskerne« bezeichnen möchte, so ist charakteristisch für dieselben: ihre unregelmäßige, häufig birn- oder wurstförmige Gestalt, die gleichmäßig fadenförmige Beschaffenheit des Chromatins und seine gleichmäßige, lockere Anordnung im

---

[1] Die zapfenartigen Kiemen, welche, so viel ich sehen konnte, den älteren Stadien in dieser Form stets fehlen, lassen sich nicht mit den CLAPARÈDEschen Befunden bei anderen Spionidenlarven vergleichen. Bei der CLAPARÈDEschen »Leucodora-« (richtiger Nerine-) Larve nehmen die Kiemen als cirrusartige Papillen an den Fußstummeln des siebenten bis zehnten Segmentes ihren Ursprung und stellen im Stadium mit 15 borstentragenden Segmenten flimmernde, nach dem Rücken umgebogene Organe dar (vgl. Beob. 1863. Taf. VII, Fig. 11; Taf. VIII, Fig. 1 und 3).

Kernraum, sowie der Mangel an scharf differenzirten Nucleolen. Da, wo diese Kerne eine bedeutende Größe haben, wie z. B. in der Schlundanlage von Nephthys (Fig. 19), erinnern sie außerordentlich an die Epidermiselemente der Urodelenlarven, namentlich an diejenigen Kerne, welche zwischen die Leydig'schen Zellen des Stratum Malpighii eingesprengt sind. Diese Ähnlichkeit gilt nicht nur für das Ruhestadium, sondern auch für die Kerntheilungsvorgänge, vor Allem für das frühzeitige Auftreten der Längsspaltung im Spiremstadium, für die Schleifenform der Chromosomen und ihre kranzförmige Zusammenscharung im Asterstadium.

Die Größe der Bildungskerne ist eine außerordentlich verschiedene und steht in keiner Weise zur Größe der Larve in Beziehung. Die größten Kerne habe ich in der Schlundanlage von Nephthys gefunden, ihr längster Durchmesser beträgt 0,015 mm[1], während die entsprechenden Kerne bei der Neapler Eunicidenlarve nur einen Durchmesser von 0,005 mm besitzen. Zur Zeit der Entstehung des Schlundes ist nun allerdings die mit sechs bis sieben borstentragenden Segmenten versehene Nephthys-Larve 0,5—0,55 mm, die Euniciden-Nectochaeta nur 0,22 mm lang, aber es würde durchaus verfehlt sein, daraus irgend eine einfache Beziehung zwischen der Größe des Organismus und der Größe der homologen Kerne abzuleiten: denn die Neapler Phyllodocidenlarve, welche in der Größe nur um Weniges hinter der Nephthys-Larve zurücksteht, zeigt in der Schlundanlage keine größeren Kerne als die Eunicidenlarve.

Wenden wir uns nun von den Bildungsgeweben zu den funktionirenden oder Dauergeweben, so treten hier neben zahlreichen, weniger scharf zu charakterisirenden Mittelformen besonders zweierlei Kernarten hervor. Die eine ist ausgezeichnet durch ihre Größe, durch ihre pralle, kugelige oder regelmäßig ellipsoidische Form, durch die geringe Tingirbarkeit des Kernsaftes, durch die feinfädige Anordnung des Chromatins und den Besitz wohl differenzirter, dunkel tingirbarer Nucleolen.

Ich möchte diesen Kernen die rein morphologische Bezeichnung »Vollkerne« geben. Wenn es nicht an und für sich bedenklich wäre, für eine morphologische Erscheinung ein erschlossenes physiologisches Merkmal als Bezeichnung zu benutzen, so hätte man wohl auch ein gewisses Recht, dieselben als »aktive« Kerne κατ᾽ ἐξοχὴν zu bezeichnen. Denn sie kommen ganz allgemein in solchen Zellen vor, für welche ein besonders lebhafter Stoff- und Kraftumsatz und demgemäß auch eine intensive Kernthätigkeit anzunehmen ist, beispielsweise in Wimperzellen, in Drüsen- und Ganglienzellen und endlich in den unreifen Eizellen. Auch einige morphologische Merkmale könnten direkt als Ausdruck eines erheblichen Maßes von Aktivität gedeutet werden, so die regelmäßige Form und Spannung der Kernmembran, welche einen hohen Turgor des Kernsaftes und lebhafte osmotische Vorgänge zur Voraussetzung hat, und eben so die Anwesenheit wohl differenzirter Nucleolen, deren Auftreten ich auf Grund früherer Untersuchungen gleichfalls als den Ausdruck intensiver Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zellplasma auffassen möchte[1].

---

[1] Die oben erwähnten Zwischenkerne in der Epidermis der Salamandra-Larve haben 0,02—0,025 mm im längsten Durchmesser. Es geht aus diesem Vergleich das verhältnismäßig sehr große Volumen der Nephthys-Kerne am besten hervor.

Neben den Zellen mit typischen Vollkernen finden sich andere Zellelemente vor, deren Kerne durch geringe Größe, durch unregelmäßige Formen, durch geringes Hervortreten innerer Strukturen und starkes Tinktionsvermögen des Kernsaftes ausgezeichnet sind. Diese Zellformen finden sich im Integument während der Embryonalentwicklung zwischen Zellen mit Vollkernen eingesprengt und sind mit den letzteren durch zahlreiche Zwischenstufen verbunden, welche zum Theil wenigstens ohne Zweifel als Entwicklungs- und Durchgangsphasen zu betrachten sind. Ich habe auf diesen Punkt hin allerdings keine pelagischen Formen untersuchen können, es liegen mir aber aus der Embryonalentwicklung von Ophryotrocha puerilis zahlreiche Bilder vor, welche in deutlicher Weise die Entstehung dieser »Kleinkerne« veranschaulichen. Ein großer Theil der Ektodermkerne des Ophryotrocha-Embryos zeigt den typischen Vollkerncharakter: diese Kerne sind meistens von ziemlich regelmäßiger Kugelform und weisen ein lockeres Chromatinfadenwerk und mehrere, sehr häufig zwei Nucleolen auf (Fig. 17 und 17*a*, *vk*)[2]. Während der Kern- und Zelltheilung ist noch nichts von einem Größenunterschied der Theilprodukte zu erkennen: die Größendifferenzirung von Zelle und Kern und die damit Hand in Hand gehenden Veränderungen des letzteren setzen allem Anschein nach erst nach vollkommener Durchführung des Theilungsvorganges ein. Man findet nun alle möglichen Übergangsstufen neben einander vor: gewöhnliche Vollkerne (*vk*); ovale Kerne, welche im Wesentlichen noch die Beschaffenheit der letzteren, aber ein bedeutend geringeres Volumen aufweisen (*vk'*); drittens, kleine Kerne von unregelmäßigen Kontouren, deren eine Hälfte sich durch ein außerordentliches Tinktionsvermögen des Kernsaftes auszeichnet, während der Rest des Kernraumes noch von einzelnen Fadensträngen durchzogen ist (*kk'*); und endlich birn- oder wurstförmige Formen, welche sich gleichmäßig dunkel tingiren (*kk*). Diesen verschiedenen Ausbildungsstufen der Kerne entspricht eine verschiedene Größe des Zellleibes, in der Weise, dass die Vollkerne die größten, die Kerne des letzten Typus die kleinsten Zellterritorien besitzen. Da bei den letzteren Theilungsvorgänge nicht mit Sicherheit nachzuweisen sind, dieselben also wohl im Allgemeinen nicht durch Theilung von ihresgleichen zu Stande kommen, so wird man wohl nicht fehl gehen, wenn man in jenen vier Ausbildungsstufen die hinter einander folgenden Phasen einer Kern- und Zellmetamorphose sieht. Danach wäre anzunehmen, dass nach der Theilung gewisse Zellen zu Gunsten ihrer Nachbarelemente an Volumen verlieren und sich unter Verkleinerung und Veränderung der Kerne zu Zwischenzellen mit Kleinkernen umbilden, während andere zu Zellen mit Vollkernen heranwachsen.

---

[1] Die Vorstadien der Eireifung. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895. p. 248 ff. Vgl. namentlich den hier angeführten Gegensatz zwischen den Keimbläschen dotterarmer und dotterreicher Eizellen.

[2] Im Gegensatz zu den Kernen der früheren Furchungsstadien, in welchen nach kürzlichen Untersuchungen von KORSCHELT (diese Zeitschr., Bd. LX) ein einziger, außerordentlich mächtig entwickelter Nucleolus von schaumiger Struktur auftritt. Die starke Entwicklung der nucleolären Substanz würde meiner Nucleolentheorie zufolge mit den Vorgängen der Dotterassimilation in Beziehung zu setzen sein.

Derselbe Unterschied zwischen Voll- und Kleinkernen bleibt bei jungen Larven (mit zwei intertrochalen Segmenten), namentlich an der Dorsalseite, erhalten, und auch noch bei erwachsenen Ophryotrochen zeigen die Kerne, beispielsweise in der Parapodialwandung, entsprechende Unterschiede und Übergänge im Habitus. Von weiteren Einzelheiten möchte ich aber hier absehen, da dies ein zu tiefes Eingehen auf die feinen Chromatinstrukturen veranlassen würde, ein Gebiet, welches außerhalb der diesem Aufsatz gesteckten Grenzen liegen würde. An dieser Stelle sei nur noch der Kernhabitus von zwei Zellformen besonders erwähnt, weil dieselben schon bei früheren Untersuchungen auf dem Gebiet der Polychätenentwicklung besondere Beachtung gefunden haben.

Der eine der zu besprechenden Typen findet sich in den Wimperzellen, namentlich in denjenigen der Hauptwimperreife. Die Kerne dieser Elemente zeigen im großen Ganzen den oben geschilderten Vollkernhabitus, sie sind von beträchtlicher Größe und regelmäßiger kugeliger oder ellipsoidischer Form, der Kernsaft ist schwach tingirbar, der in der Einzahl vorhandene Kernkörper ist von runder Gestalt, dunkel färbbar und »vacuolen«-haltig und zeigt so das Aussehen eines »Hauptnucleolus«, die chromatische Substanz endlich ist häufig auf einige wenige, lange, den Hauptnucleolus umschließende Fadenzüge vertheilt (Fig. 27 *prt*, Fig. 35—36 *rw*). Diejenigen Wimperzellkerne, in welchen die chromatische Substanz das erwähnte Aussehen hat, erinnern außerordentlich an die Keimbläschen in den jungen Eizellen vieler Metazoen, namentlich der Echinodermen und Copepoden, ein Umstand, auf welchen ich schon a. a. O. aufmerksam gemacht habe und welcher vielleicht geeignet ist, bei fortschreitender Kenntnis ein Licht auf die Bedeutung der specifischen Kernstrukturen zu werfen. Eben so wenig wie aber die Keimbläschen aller Eizellen das beschriebene Aussehen zeigen, eben so wenig lässt sich in allen Wimperzellkernen diese einfache Fadenstruktur nachweisen. Bei manchen Larvenformen ist das Bild, welches die Anordnung des Chromatins in den Wimperzellkernen zeigt, trotz Anwendung der nämlichen Konservirungsmittel ein wesentlich anderes und erinnert dann mehr an die von anderen Autoren, besonders von KLEINENBERG, gegebene Darstellung: Die chromatische Substanz erfüllt in Form einer gleichmäßigen, dichten Körnelung den Kernraum mit Ausnahme eines »hellen Hofes«, welcher den gewöhnlich in der Einzahl vorhandenen und dann in der Gestalt eines Hauptnucleolus auftretenden Kernkörper umgiebt. Jene Körnelung ist als der optische Durchschnitt eines dichten Fadenwerkes oder Gerüstes aufzufassen, während der »helle Hof«, welcher hier wie bei anderen Objekten je nach der Art und Einwirkung der Konservirungsmittel eine sehr verschiedene Ausdehnung hat, wohl nur durch eine Art plasmolytischer Schrumpfung des Hauptnucleolus zu Stande kommt. Die erstbeschriebene Form der Chromatinstruktur habe ich in besonders ausgeprägter Form bei Polynoë und Spio, die letztere bei Phyllodoce und Nerine gefunden.

Die zweite Zellform, welche ich hier wegen des besonderen Aussehens ihrer Kerne kurz erwähnen möchte, habe ich bis jetzt nur bei der Phyllodocidenlarve in ausgeprägter Weise vorgefunden: es sind die von KLEINENBERG als »automatische Ganglienzellen« bezeichneten nervösen Elemente. Wenn es einmal gelingen sollte, den zur Darstellung der Nervenelemente in Gang gekommenen Methoden eine auf die marinen Wurmlarven anwendbare Modifikation zu geben, so müssten diese von KLEINENBERG entdeckten Zellformen als ein hervorragendes Objekt in erster Linie zur Untersuchung vorgesehen werden. Denn schon bei Anwendung der einfacheren Reagentien, speciell der Osmiumgemische, tritt der Verlauf ihrer Fortsätze in schönster Weise hervor. Es sind (Fig. 20) große, scharf kontourirte Elemente von birnförmiger unipolarer Gestalt, welche am spitzen Ende in einen Fortsatz auslaufen. Der regelmäßig kugelige Kern ist sehr groß und gleichfalls dunkel kontourirt, die chromatische Substanz stellt sich im optischen Durchschnitt in Form von gleichartigen, länglichen Brocken dar, welche in der Hauptsache kranzförmig im Kernraum vertheilt sind und mit ihrem längeren Durchmesser radiär eingestellt sind. Der optische Durchschnitt dieser Kerne gewährt in Folge dessen das Aussehen eines roh skizzirten Uhrzifferblattes. Die benachbarten Drüsenzellkerne (*dzk*), welche häufig die gleiche Größe besitzen, sind von den Ganglienzellkernen durch die unregelmäßig geformten, weniger dunkel tingirbaren Membranen und die ungleichmäßige Größe und Vertheilung der Chromatinbrocken unterschieden.

Bei der Neapler Larve ist eine Gruppe dieser Zellen an der Ventralseite der Umbrella auf der Höhe des Oberschlundganglions zu finden. Die Fortsätze dringen in die Fasermasse des letzteren ein und bei einzelnen ist deutlich eine Verzweigung nach rechts und links wahrzunehmen. Eine zweite Gruppe (Fig. 20) liegt im Grunde desjenigen Ektodermbezirkes, welcher von dem Gehirn, der Schlundkommissur und dem ventralen Prototrochabschnitt begrenzt wird, also in den tieferen Ektodermschichten zwischen Scheitelorgan und Leibeshöhle. Die Fortsätze dieser Zellen treten nach innen und scheinen sich in einem zwischen Ektoderm und Peritonealüberzug befindlichen Plexus zu verzweigen. Zu dieser Gruppe sind noch ein Paar andere derartige Zellen zu rechnen, welche in einem höheren Niveau des Ektoderms in der unmittelbaren Nachbarschaft des Scheitelorgans gelagert sind (Fig. 40 *gzb*). Diese Gruppe von Zellen dürfte denjenigen von KLEINENBERG angegebenen Elementen entsprechen, welche sich rechts und links vom Scheitelorgan differenziren und von denen einige den centralen Apparat des letzteren bilden sollen.

Pigmente. Außer der Beschaffenheit und Dichtigkeit der Kerne ist es noch ein zweiter Charakter, welcher schon am lebenden Objekt die einzelnen Gewebspartien scharf von einander trennt und eine Reihe von Differenzirungen deutlich hervortreten lässt, es ist das Auftreten der Fett- und Öltröpfchen und der an dieselben gebundenen Pigmente. Gerade die Polychätenlarven bieten bezüglich der Farbe, des örtlichen Auftretens und der Dichtigkeitsverhältnisse der Pigmente außerordentliche Verschiedenheiten dar, jedoch lassen sich aus der Mannigfaltigkeit der Vorkommnisse einige Thatsachen hervorheben, welche zu bestimmten Fragestellungen führen.

Bei der Betrachtung der Pigmente der Polychätenlarven bietet sich vorläufig kein Anlass zu der sonst üblichen und auch chemisch begründeten Unterscheidung[1] zwischen den braunen (gelbbraunen, rostbraunen, schwarzbraunen) und den die Spektralfarben zeigenden bunten Pigmenten. Denn wir sehen in den entsprechenden Organen nahe verwandter Formen sehr häufig die Farbstoffe der einen Reihe durch die der anderen substituirt. Es sei zunächst erinnert an das häufige Auftreten des rothen Augenfleckpigments an Stelle des braunen oder schwarzen, ein besonders deutliches Beispiel bieten aber die Neapler Nerine-Larve (Fig. 13) und die ihr jedenfalls sehr nahestehende, von Horst beschriebene Form dar, bei welchen der Schlund gelb und hellgrün (Neapler Larve) bezw. rosa (Horst's Larve), der Magendarm dunkelbraun bezw. hellgrün ist.

Wie gesagt, kommen sowohl die braunen als die bunten Pigmente in den verschiedensten Kombinationen neben einander vor und zwar zeichnen sich gewisse Formengruppen mit besonders ausgeprägter pelagischer Lebensweise durch eine außerordentliche Reichhaltigkeit der Töne und durch die Mannigfaltigkeit in der Zusammenstellung derselben aus: die Polynoïnenlarven führen eine ganze Reihe gelbbrauner, röthlichbrauner und braunschwarzer Pigmente neben einander (Fig. 1 und 2), während die Larven der Phyllodociden, die von Nephthys und Nerine die verschiedenartigsten Spektralfarben zur Entfaltung bringen, allerdings unter besonderer Bevorzugung der grünen Töne (Fig. 8—9, Fig. 5, Fig. 13). Blaue Färbung ist bis jetzt nur vom Mitteldarm der Neapler Nephthys-Larve (Fig. 5) und von den segmentalen Pigmentreifen der Serpulide Pomatoceros her bekannt. Die violette Färbung, welche bei einer Tomopteris-Art (T. vitrina Vjdsk.) in Form von Flecken am Bauchstrang auftritt, ist meines Wissens bei Larven bis jetzt noch nicht gefunden worden.

Wie bereits angedeutet, lässt sich irgend ein Zusammenhang zwischen der Beschaffenheit der Pigmente und dem Ort ihres Auftretens nicht nachweisen, und man kann daher vielleicht die Frage stellen, ob etwa ein Einfluss äußerer, insbesondere klimatischer Faktoren auf das Auftreten bestimmter Pigmentformen wahrzunehmen ist. Für eine einigermaßen befriedigende Beantwortung dieser Frage ist das vorliegende Material noch vollkommen unzureichend, vor Allem desshalb, weil Beobachtungen aus den tropischen Meeresgebieten noch beinahe vollkommen fehlen. Nach den Untersuchungen von Hansen und Brandt[1] findet sich bei den eupelagischen Thieren der wärmeren Meerestheile neben dem Blau fast nur noch Gelb und Gelbbraun. Wie es nun speciell mit unserer Kenntnis von der Verbreitung des blauen Pigmentes bei den Polychätenlarven beschaffen ist, wurde bereits oben erwähnt; irgend ein Schluss lässt sich aus den wenigen Thatsachen selbstverständlich nicht ziehen und, was die andere Charakterfarbe der tropisch-pelagischen Thierwelt, das Gelb, anbelangt, so ist uns allerdings aus der Beschreibung Greeff's (1879) eine lebhaft gelb (und grün) gefärbte Larve aus einer sehr niederen Breite bekannt (Lanzarote in der kanarischen Gruppe, 29° N.), aber es ist nicht zu vergessen, dass diese Farbe auch bei den Larven aller europäischen Meere eine weite Verbreitung hat.

---

[1] Ich erinnere hier an das von einander unabhängige Auftreten der beiden Pigmentformen bei den partiellen Albinos der Vögel. Es können hier z. B. die braunen Pigmente, die Melanine, vollkommen unterdrückt sein, während die bunten (gelben und rothen) Lipochrome allein zur Ausbildung kommen.

Nicht viel besser steht es mit der Verwerthbarkeit des bisherigen Beobachtungsmaterials, wenn wir uns den arktischen Regionen nähern. Jedoch darf hier vielleicht auf einige Befunde hingewiesen werden, weil sie eine Parallelerscheinung bei zwei (allerdings nahe verwandten) Gattungen zum Ausdruck bringen und daher als erster Anhaltspunkt für die weitere Verfolgung unserer Frage dienen können. Bei den bisher beschriebenen Magelona-Larven zeigen die vereinzelten Pigmentanhäufungen (namentlich an der Basis der Fangfühler, in den Darmdivertikeln, am Analfeld), wenn sie überhaupt auftreten, eine wesentlich verschiedene Färbung: Die Neapler Larve hat dunkle Augenflecke und braune Pigmentanhäufungen, die von Newport in Rhode Island rothe Augenflecke und eine blutrothe Zeichnung, die Larve von St. Vaast la Hougue in der Normandie rothe Augenflecke und eine gelbe Zeichnung, und endlich die von St. Andrews in Schottland schwarze Augen und weiße Pigmentpartien[2]. In entsprechender Weise wird für den »unbekannten Rückenkiemer« CLAPARÈDE's, welchem jedenfalls die Neapler Spio-Larve sehr nahe steht, eine Verschiedenheit der Färbung angegeben: bei der älteren Neapler Form und bei der Larve von St. Vaast sind die seitlichen Flecken zwischen den beiden Stummeln pechschwarz, bei letzterer sind außerdem die Rückenstummeln röthlich gefärbt; bei der Larve von St. Andrews, welche zweifellos mit der CLAPARÈDE'schen vereinigt werden darf, sind die Pigmentflecke zwischen den Stummeln »either opaque white or yellowish white«, und die entsprechende Larve von Christiansand zeigt den CLAPARÈDE'schen Abbildungen zufolge keine Zeichnung, was vielleicht gleichfalls im Sinne einer »weißen« Pigmentirung aufgefasst werden darf.

---

[1] R. Brandt, Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseethieren. Ergebnisse der Planktonexpedition. Vol. I. 1892. Vgl. auch: H. Simroth, Über die einfachen Farben im Thierreich. Biol. Centralbl. Vol. XVI. 1896.

[2] Die Breiten der betreffenden Beobachtungsorte sind: Neapel 41°, New-

Ich kann es nun kaum für ein rein zufälliges Verhältnis ansehen, dass bei den beiden Larvenformen dem allmählichen Übergang von südlicheren zu nördlicheren Breiten die Farbenfolge: schwarz — braun — roth — gelb — gelblichweiß entspricht. Jedoch ist auch in dieser Hinsicht das Material noch so dürftig, dass ich dieser Aufstellung nicht einmal den Werth einer Hypothese, sondern nur den einer Fragestellung geben möchte.

Gehen wir nun auf einen zweiten, etwas sichereren Punkt über, nämlich zur Frage nach der Vertheilung der Pigmente in den einzelnen Organen, so finde ich zunächst eine Angabe bestätigt, die ich bereits in meinen Mittheilungen über die Polynoë-Metamorphose gemacht habe und welche auch mit Beobachtungen auf anderen Gebieten in Einklang gebracht werden kann: dass nämlich die auf den Präparaten durch die Metallsäuren geschwärzten und gebräunten Körnchen und Tröpfchen, welche sich bei späterer nochmaliger Revision des lebenden Objektes in der That als identisch mit den Pigmentkörnchen und farbstoffgetränkten Öltröpfchen erwiesen, überall da auftreten, wo ein lebhaftes Wachsthum und rege Theilungsvorgänge zu finden sind (Spät. Entw. Polyn., p. 250). Ein besonders schönes Beispiel lieferte die Wachsthumszone von Polynoë (l. c. Fig. 23—25).

Nach meinen Befunden bei anderen Larven möchte ich aber die obige Fassung eher noch für etwas zu eng halten und den Satz dahin erweitern, dass sich bei den pelagischen Larven Pigmentanhäufungen zunächst in erster Linie an solchen Stellen vorfinden, für welche eine starke Stoffwechsel-

---

port in Rhode Island 41½°, St. Vaast la Hougue in der Normandie 49½°. St. Andrews in Schottland 56½°, Christiansand 58°.

thätigkeit angenommen werden muss. Beispiele hierfür bilden die Entodermzellen, hauptsächlich zur Zeit, wenn die Reste des Nahrungsdotters der Verwendung anheimfallen (Fig. 1, 2, 3, 10); ferner die Wachsthumszone und das Analsegment (s. o.; ferner Fig. 5, 10 u. a.); die Anlage der Parapodien und Cirren (Fig. 2, 9).

Sehr häufig finden wir die Pigmentanhäufungen mit einer reichlichen Drüsenbildung vergesellschaftet. Auf die großen Rückenpigmentflecke der Spionidenlarven, deren Elemente zum Theil gleichfalls secernirende Thätigkeit zeigen (Fig. 33, 35), werde ich noch zu sprechen kommen, hier sei nur auf die Pigmentringe um die Mündungen der beiden, am vorderen Kopfrand gelegenen, spindelförmigen Scheiteldrüsen bei Spio hingewiesen. Diese Pigmentringe werden (Fig. 26—28 *pr*) durch die pigmentirten peripherischen Abschnitte einer Anzahl von keilförmigen, ebenfalls sekretorisch thätigen Begleitzellen der Scheiteldrüsen gebildet.

Einen ähnlichen örtlichen Zusammenhang zwischen Drüsenbildung und Pigmentanhäufung zeigt ferner in besonders deutlicher Weise das Hinterleibsende der Neapler Magelona-Larve, bei welcher die Vergesellschaftung von Pigment- und Drüsenzellen um so mehr hervortritt, als beide Arten von Elementen an keiner anderen Stelle des Larvenkörpers vorkommen. Diese örtliche Beziehung zwischen pigmentablagernden und secernirenden Zellen dürfte gleichfalls zu Gunsten des oben aufgestellten, erweiterten Satzes angeführt werden.

Erwähnt wurde endlich bereits das Zusammenfallen lokaler, besonders reichlicher Pigmentirung mit den ektodermalen Saftspalten der Spio-Larve, speciell die Nachbarschaft der Rückenaugenflecke mit den als Kiemen gedeuteten Hohlzapfen (Fig. 36—37), ein örtliches Verhältnis, welches gleichfalls an dieser Stelle herangezogen werden kann.

Was den dritten Punkt, die Dichtigkeit des Pigments und seine Anordnung in den einzelnen Zellen selbst anbelangt, so findet man bei hohen prismatischen Ektodermelementen meist nur das peripher gelagerte Ende pigmentirt, während bei flacheren Zellformen, also in den dünneren Ektodermpartien auch die Seitenwandungen und der innere, an das Mesoderm angrenzende Boden eine Pigmentschicht zeigt. Beispiele für die erstere Art bilden die Begleitzellen der Scheiteldrüsen der Spio-Larve (Fig. 26—27 *pr*), für letztere dagegen die Rückenpigmentflecken derselben (Fig. 35—37), sowie die Pigmentreifen, welche die Wimperorgane vieler Formen begleiten. In den überwiegend meisten Fällen sind es aber hauptsächlich die Wandschichten der einzelnen Zellen, welche pigmentführend sind, und nur in wenigen Fällen ist der ganze Zellleib mit Ausnahme des Kernes von Pigment erfüllt. Dem entspricht auch das oberflächliche Aussehen, welches die Pigmentirung in jungen Segmenten zeigt: so weist die dorsale Epidermis der jüngsten Segmente der Spio-Larve eine netzartige Vertheilung des Pigments auf (Fig. 14) und es geht aus Schnittbildern unmittelbar hervor, dass diese Zeichnung durch die Pigmentirung der Seitenwandungen bestimmter oder aller Zellen hervorgerufen wird.

Bleiben wir bei der Spio-Larve stehen, so finden wir in den älteren Segmenten sehr bald eine Lokalisirung[1] des Pigmentes eintreten, in der Art, dass auf der Rückenseite der Larve am Hinterende jedes Segmentes ein Paar von großen, verästelten Pigmentflecken (Haupt-Rückenflecken) zur Ausbildung kommt (Fig. 10, Fig. 14 *h*). Außerdem zeigen die vorderen Segmente in durchaus regelmäßiger Anordnung drei weitere Paare von kleinen Pigmentringen (Fig. 10), welche den Pigmentringen um die Mündungen der Scheiteldrüsen ähnlich sind und nach Analogie derselben wenigstens zum Theil zu den in früheren Stadien daselbst befindlichen Spindeldrüsen in Beziehung stehen dürften.

Die Haupt-Rückenflecken erweisen sich auf Schnitten als je eine Gruppe von Epidermiszellen mit wandständiger Pigmentirung, von denen eine besonders große, in der Mitte gelegene Centralzelle dadurch ausgezeichnet ist, dass in ihrem Inneren eine ellipsoidische Masse sich befindet, welche bei Anwendung der Osmium-Platinchlorid-Hämatoxylinmethode ein ganz ähnliches körniges Ansehen und dieselbe sehr schwach gelbliche Färbung annimmt, wie die Linse der Augenflecken des Kopfes (Fig. 35—37 *cz*). Der Kern dieser Centralzelle (Fig. 35) unterscheidet sich in nichts von den Kernen der anderen pigmentführenden Zellen (Nebenzellen) dieser Gruppen, er ist von geringer Größe und unregelmäßiger Gestalt, zeigt ein lockeres Chromatingerüst und entbehrt der Nucleolen. Die Nebenzellen sind verhältnismäßig stärker pigmentirt als die Centralzelle, häufig ist der ganze Zellleib mit Pigment beladen (Fig. 36), einzelne unter ihnen bringen aber auch das gewöhnliche Schleimsekret in ihrem Inneren zur Ausbildung (Fig. 35 *d*).

---

[1] Derartige Lokalisirungen in symmetrischer Anordnung finden sich außer bei anderen Spioniden auch sonst vor: so bei der v. DRASCHE'schen Phyllodocidenlarve, welche im Gegensatz zu den übrigen gleichmäßiger gefärbten Phyllodocidenlarven »mit zahlreichen dunkel schmutziggrünen Pigmentflecken gezeichnet ist«; außerdem bei den Euniciden Diopatra (nach WILSON) und Lumbriconereis (nach FEWKES).

Eine ganz ähnliche Beschaffenheit zeigen die großen cephalen und analen Pigmentflecke (Fig. 11 *cp* und 14 *ap*). Auch diese setzen sich aus mehreren Zellen mit wandständigem Pigment zusammen, es ist aber nicht bloß eine Hauptzelle mit heller Innenmasse vorhanden, sondern mehrere Elemente zeigen die Beschaffenheit der Centralzelle der Rückenflecke (Fig. 33). Von den übrigen Zellen der cephalen Pigmentflecke sind häufig mehrere mit dem dunkel tingirbaren Sekret der gewöhnlichen Drüsenzellen beladen (Fig. 33), während die äußersten Zellen gewöhnlich dicht mit Pigment gefüllt sind und in Form flacher Scheiben die äußere Bekleidung der centralen Masse bilden (in Fig. 34 ist ein cephaler Pigmentfleck, bezw. eine seiner scheibenförmigen Randzellen gerade noch angeschnitten).

Zwei besondere Merkmale treten weiterhin namentlich an den cephalen, aber auch an den analen Pigmentflecken hervor: die einschichtig-epitheliale Anordnung ist einigermaßen verloren gegangen (Fig. 33) und die Zellen bilden daher ein unregelmäßiges Packet, welches, ähnlich wie die mehrfach erwähnten Drüsenpackete der Syllidenlarve, in die Leibeshöhle vorspringt. Ein zweites Merkmal sind die stets in bestimmter Richtung sich hinziehenden Ausläufer, von denen bei den cephalen Flecken einer stets nach vorn gerichtet ist, sich in der Nähe des äußeren Doppelaugenfleckes gabelt und mit seinen beiden Endästen die Scheiteldrüse der betreffenden Seite umfasst (Fig. 11)[1].

Diese bestimmt gerichteten Ausläufer scheinen mir für die physiologische Auffassung der Pigmentflecke selbst von Bedeutung zu sein, und es muss daher auf die Frage nach ihrer Natur etwas näher eingegangen werden. Sie stellen sich beim lebenden Objekt in der Form von Pigmentkörnerreihen dar, welche in ihrem dickeren Abschnitt deutlich doppeltzeilig, in den feinen Endverzweigungen dagegen einfach sind, ein Bild, das zunächst den optischen Durchschnitt eines dünn ausgezogenen, kegelförmigen Körpers darzustellen scheint. Man könnte daher geneigt sein, diese Ausläufer als pseudopodienartige Verzweigungen der Pigmentzellen anzusehen.

---

[1] Es sei hier erwähnt, dass Fewkes von den Pigmentflecken seiner Lumbriconereis-Larve bemerkt: »from each pigment spot, cephalic or caudal, pass towards the centre of the larva a number of delicate threads, which are ultimately lost in the larval body« (Stud. 1883. p. 199).

Um die Richtigkeit dieser Auffassung zu prüfen, müssen wir vor Allem nach anderen, vergleichbaren Vorkommnissen Umschau halten. Ein solches findet sich an der Ventralseite älterer Stadien.

Die Fig. 12 zeigt die Ventralansicht von zwei Segmenten einer 28-gliedrigen Larve. Die Fußstummelanlagen sind in der Art, wie dies Claparède für seinen »unbekannten Rückenkiemer« beschrieben hat, durch dunkle Pigmentflecke markirt. Von diesen Flecken verläuft gegen die ventrale Mittellinie zu eine sehr bald sich verästelnde Pigmentlinie, deren Arborisationen mit denen der anderen Seite theilweise in anastomosirende Verbindung treten. Diese dendritischen Verzweigungen erinnern außerordentlich an die bestimmt gerichteten Ausläufer der cephalen Pigmentflecke: man wird daher wohl mit der Annahme nicht fehl gehen, dass man es hier mit homologen Bildungen zu thun hat, und dass, wenn für die einen die Pseudopodiennatur zu Recht besteht, dies auch für die anderen der Fall sein wird.

Es ist nun naheliegend, zur Entscheidung dieser Frage und zum Verständnis der beiden, offenbar nahe verwandten Bildungen auch noch die dritte Form heranzuziehen, in welcher die Pigmentzeichnung bei der Spio-Larve aufzutreten pflegt, nämlich die dorsalen Pigmentnetze der jüngeren Segmente (Fig. 14). Die Entstehungsgeschichte dieser Netze scheint mir auf Grund der Schnittbilder unzweifelhaft zu sein: es handelt sich hier um Anhäufungen von Pigmentkörnern hauptsächlich in den oberflächlichen und seitlichen Wandungen der einzelnen prismatischen Epidermiszellen. Diese Ablagerungen von Pigment bilden und erhalten sich nicht gleichmäßig in allen Zellen, sondern beschränken sich frühzeitig auf die Rindenschichten einzelner Elemente, so dass sie bei Oberflächenansicht dem Verlauf von gebrochenen, aus einzelnen Zellkontouren sich zusammensetzenden Linien folgen. In den vorderen Segmenten ist schließlich das Auftreten des Pigmentes nur noch an die Elemente der eigentlichen Pigmentzellengruppen gebunden (Fig. 14 *hr*).

Durch die Pigmentnetze werden in den jüngeren Segmenten gewissermaßen wabenartige Felder oder Zellkomplexe abgegrenzt, und es fragt sich, welche Bedeutung diese Gliederung der Epidermis hat.

Es scheint mir nun damit eine Erscheinung zusammenzuhängen, welcher man bei der lebenden Spio-Larve begegnet. Bei starker Kompression derselben zeigt sich an den Seitenrändern das Gewebe in polygonale Zellkomplexe zerlegt, welche durch maschenartig verlaufende, stark lichtbrechende Linien getrennt sind (Fig. 14 rechts). Wenn nun auch freilich diese Bilder, wegen des ausgeübten Druckes, den thatsächlichen Verhältnissen nicht vollkommen entsprechen können, so geht doch so viel aus dem regelmäßigen Auftreten und Verlauf dieser Linien hervor, dass die Epidermis kein durchaus gleichmäßiges Zellgefüge darstellt, sondern sich bei Anwendung von Druck in einzelne polyëdrische Zellkomplexe zerlegt. Diese entsprechen aber in Größe und Form vollkommen den Waben zwischen den dorsalen Pigmentnetzen. Das wirkliche Zusammenfallen beider Bildungen lässt sich nun freilich nicht mit Sicherheit erweisen, da der ganze Verlauf der Pigmentnetze nur bei Oberflächenansicht, derjenige der lichtbrechenden Linien nur an den Rändern der gepressten Larve sich deutlich verfolgen lässt (Fig. 14), aber ich habe doch den Gesammteindruck bekommen, dass sich die beiden Systeme, die Pigmentnetze und die Linien geringsten Zellzusammenhalts, decken. Das Pigment würde demnach vorzugsweise in den an jene Linien (oder besser Flächen) angrenzenden Zellwandungen zur Ablagerung kommen.

Wie diese bei der komprimirten Larve hervortretenden Spalten im Übrigen zu deuten sind, ob durch dieselben die einzelnen kleineren Wachsthumscentren abgegrenzt werden, oder ob ihnen etwa die Hauptbahnen der Gewebssäfte entsprechen, darüber wage ich noch keine bestimmte Ansicht auszusprechen.

Es wäre nun nicht undenkbar, dass auch die ventralen Arborisationen (Fig. 12) und die Ausläufer der cephalen Pigmentflecke (Fig. 11) eine ähnliche Entstehung haben. Ich glaube wenigstens, dass diese Auffassung vorläufig eben so viel Berechtigung hat, wie die andere, wonach sie verästelte Zellfortsätze darstellen und zwar vor Allem desshalb, weil an der hinteren Cirkumferenz der cephalen Pigmentflecke Mittelformen zwischen bestimmt gerichteten Pigmentlinien, und netzartigen Pigmentzeichnungen sich vorfinden, welch' letztere die bei Kompression der Larve hervortretenden Zellwaben umfassen (Fig. 11). Da ich jedoch bisher nicht in der Lage war, die an den Schnitten gewonnenen Anschauungen nachträglich nochmals an der Hand von lebendem Material zu prüfen, so möchte ich mich hier mit diesen Andeutungen begnügen und die Besprechung dieser und einiger anderer naheverwandter Punkte einer späteren Mittheilung vorbehalten.

2. Kapitel. Die primitiven Sinnesorgane.

Der Kopfabschnitt der jungen Spio-Larve stellt, was die Ausstattung mit primitiven Sinnesorganen und verwandten Bildungen anbelangt, geradezu eine Musterkarte dar (Fig. 11).

Der Hinterrand derselben ist von einem Bogen von drei Augenfleckpaaren umstellt: die Linsen des innersten Paares sind nach hinten und oben, die des mittleren nach außen gerichtet, während die Augenflecke des äußersten Paares eine Zusammensetzung aus zwei hinter einander gelegenen Theilen zeigen: die hintere Linse entspricht ihrer Stellung nach denjenigen des mittleren Paares, die vordere dagegen ist um die Längsachse des Doppelflecks um nicht ganz 90 Grad nach oben gedreht.

Vor den Doppelaugenflecken, aber in einem etwas tieferen Niveau liegt jederseits ein meistens kugeliger, seltener ellipsoidischer Körper von der Färbbarkeit der Linsensubstanz, welcher beim konservirten Material in einer entsprechend geformten Zellkapsel eingelagert erscheint (*po*). Ich will dieses Gebilde vor der Hand als »präocellares Organ« bezeichnen.

Der vordere Rand des Kopfes enthält in der Mitte eine Gruppe von keilförmigen, pigmentführenden Zellen, von welchen sich ein krauses Büschel fädchenförmiger Cilien erhebt (*sb*). Zu beiden Seiten dieses Gebildes, welches als »Scheitelbüschel« bezeichnet werden soll, befindet sich je eine quergelagerte, spindelförmige Drüse, deren lateralwärts gelagerte Mündung von einem Pigmentring (*pr*) umgeben ist (»Scheiteldrüsen«).

Die ganze Zone hinter Scheitelbüschel und Scheiteldrüsen wird von einer Anzahl ziemlich symmetrisch angeordneter, später als »Skelettzellen« zu beschreibender Elemente gebildet: für diese Zone soll der KLEINENBERG'schen Arbeit die Bezeichnung »Kopfschild« entlehnt werden (*ks*).

An der Basis der Oberlippe endlich, also an der unteren Seite des Kopfes, befindet sich ein wimperndes, im Centrum eine einzellige Drüse einschließendes Organ, die »Oberlippendrüse« (*old*).

Die cephalen Pigmentflecke (*cp*) mit ihren bestimmt-gerichteten Ausläufern schließen die Kopfregion im weiteren Sinne nach hinten ab.

Es soll nun im Folgenden auf den Bau der einzelnen Organe näher eingegangen werden und die Frage nach ihrer Bedeutung, so weit dies möglich ist, unter Heranziehung anderer Befunde erörtert werden.

Was zunächst die Augenflecke anbelangt, so ist über ihre Zusammensetzung an der fertigen Trochophora nur wenig direkt zu ermitteln. Die einfachen Augenflecke des mittleren und inneren Paares lassen eine kugelige Linse und einen dünnen Pigmentmantel erkennen, bei den äußeren Doppelaugenflecken ist schon auf Toto-Präparaten zu erkennen, dass es sich um zwei dicht neben einander gelegene einfache Augen handelt. Da bei den angewandten Konservirungsmethoden das Pigment vollkommen erhalten bleibt und als dichter Mantel die Linse umgiebt, so lässt sich auf direktem Wege nicht entscheiden, wie viel Zellen beim Aufbau der Augenflecke betheiligt sind, speciell, ob Linse und Pigmentschicht verschiedenen Elementen zugehören. Die Pigmentschicht selbst macht bei Spio stets einen durchaus einheitlichen Eindruck, während bei anderen Formen, z. B. Nephthys (Fig. 38 und bei der Neapler Phyllodocide (Fig. 39), der Pigmentmantel auf Schnitten in zwei klappenförmige Hälften zerlegt erscheint, zwischen welchen die Linse, wie eine Kastanie zwischen den Lappen der aufgesprungenen Schale, liegt.

Die Zellenpolster, in welche die Augenflecken eingebettet sind, bilden nach Art der Cirrusknospen becherförmige, von der Umgebung deutlich abgegrenzte Lager, welche der Fasermasse des oberen Schlundganglions direkt aufsitzen (Fig. 27, 30 *b*, 31). Hinter dem Lager des Doppelaugenfleckes tritt ein Zellenstrang an die Oberfläche, welcher seinem ganzen Aussehen nach mit dem an das Scheitelorgan verschiedener Larven herantretenden Muskelelementen verglichen werden kann (Fig. 31 *m*).

So viel ließ sich an den vorhandenen Stadien bei Anwendung der Osmium-Platinchlorid-Konservirung ermitteln. Ein weiterer Einblick in die Entstehung und damit auch in die celluläre Zusammensetzung des Organs ist somit nicht möglich gewesen, es scheint mir aber in dieser Hinsicht von Interesse zu sein, auf einige andere Organe von Spio hinzuweisen, welche in verschiedener Hinsicht Ähnlichkeit mit den Augenflecken haben, dabei aber zum großen Theil noch den ursprünglichen einschichtig-epithelialen Charakter junger Ektodermgebilde besitzen. Es sind dies erstens die bereits beschriebenen cephalen, dorsalen und analen Pigmentflecke und zweitens die »präocellaren Organe«.

Die dorsalen Pigmentflecke setzen sich, wie erwähnt, aus einer einschichtigen Gruppe flacher Pigmentzellen zusammen, von denen die »Centralzelle« durch ihre außerordentliche Größe und die meistens regelmäßig-ellipsoidische, nicht-tingirbare Innenmasse, die Nebenzellen durch verhältnismäßig größeren Pigmentreichthum ausgezeichnet sind (Fig. 36—37). Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass die Innenmasse der Centralzelle in ihrem Verhalten gegen die angewandten Reagentien, abgesehen von ihrer weniger scharfen Umgrenzung, eine große Übereinstimmung mit den Linsen der Augenflecken zeigt. Während also die dorsalen Rückenflecke in ihrem Aufbau aus linsenförmiger Innenmasse und Pigmenthülle einen Vergleich mit den Augenflecken sehr nahe legen, ist dies bei den cephalen

Pigmentflecken desshalb von vorn herein weniger der Fall, weil hier mehrere der Zellen jene linsenförmige Inhaltsmasse zeigen können (Fig. 33). Dagegen tritt andererseits hier ein größerer Anklang an die Zusammensetzung der Augenflecken in der Beschaffenheit der äußeren Zellen hervor, welche sich in Form dicht pigmentirter, schmaler Scheiben zwischen die übrigen Elemente hereinschieben und sich denselben von außen anlegen. In Fig. 34 ist ein besonders günstiger Schnitt dargestellt, auf welchem der äußerste Rand eines cephalen Pigmentfleckes mit einer solchen Scheibenzelle gerade noch getroffen ist: sie reicht mit ihrem verbreiterten, schwächer pigmentirten und kernhaltigen Theil bis zur Epidermisoberfläche, während sich der dicht pigmentirte, schmälere Theil in Form einer schwarzen Zunge zwischen die benachbarten Elemente hereindrängt. Diese schmalen Pigmentscheiben haben eine große Ähnlichkeit mit dem Pigmentmantel der echten Augenflecke, und ich möchte demnach sowohl in den dorsalen als in den cephalen und analen Pigmentflecken Gebilde sehen, welche den echten Augenflecken verwandt sind, jedoch in der Specialisirung der Zellen verschiedene Richtungen eingeschlagen haben, beziehungsweise auf einer niedrigeren Stufe stehen geblieben sind[1].

Das zweite Gebilde, welches in gewisser Hinsicht eine Ähnlichkeit mit den Augenflecken aufweist, ist das »präocellare Organ«. Dasselbe besteht aus einem Bündel band- oder keilförmiger Zellen und erinnert so durchaus an die Zusammensetzung junger ektodermaler Organanlagen, beispielsweise der Fühlerknospen und Borstensäcke (Fig. 29 und 30[2]). Die Mehrzahl der Zellen ist (Fig. 29 und 30 *pz*) keilförmig: der peripherische verbreiterte Theil ist schwach pigmentirt. Eine der Zellen aber (Fig. 29 und 30 *dz*), welche die übrigen an Größe überragt, ist pigmentfrei, ihr Kern zeigt einen typischen »Vollkern«-Charakter und überwiegt an Größe ganz bedeutend die ihn umgebenden Kerne. Zwischen den Zellen dieses Bündels liegt in einem Hohlraum ein kugeliger Körper, der bei den angewandten Methoden dasselbe blassgelbliche Aussehen annimmt, wie die Augenlinsen[1], und wie diese eine feinkörnige, zuweilen auch eine undeutlich maschenförmige Struktur erkennen lässt. Ich möchte es für das Nächstliegende halten, die Entstehung des Binnenkörpers auf die eine große Zelle zurückzuführen, welche alle Charaktere einer lebhaft »aktiven« Zelle trägt und gegenüber ihren Nachbarinnen durch Größe, Pigmentmangel und vor Allem durch die Beschaffenheit des Kernes in so augenfälliger Weise ausgezeichnet ist[2].

---

[1] Auch bei anderen Larven, außer bei den Spioniden, scheinen ähnliche Gebilde vorzukommen. So spricht FEWKES (Stud., 1883, p. 199) von einigen Pigmentflecken am Hinterrande des Prototrochs der Lumbriconereis-Larve und nennt sie, allerdings unter Vorbehalt, »lateral ocelli«.

[2] Fig. 30*a* und 30*b* stellen zwei auf einander folgende Schnitte durch das nämliche Organ dar. In Fig. 30*a* ist die großkernige Zelle getroffen, und unter derselben ist durch zwei punktirte Kreise die Lage des linsenförmigen Körpers angedeutet.

Sehen wir aber ab von diesem nur mit Heranziehung früherer Stadien zu entscheidenden Punkt, so dürfte die Thatsache an und für sich von Interesse sein, dass bei Spio neben den Augen Gebilde auftreten, welche einen linsenähnlichen Binnenkörper und pigmentführende Begleitzellen besitzen, dabei aber noch den einschichtigen, bündelförmigen Bau der meisten übrigen Ektodermdifferenzirungen zeigen. Es scheint dadurch ein Licht geworfen zu werden auf die Entstehung und ursprüngliche Zusammensetzung der einfachen Augenflecke selber, ein Gegenstand, über welchen bisher nur ungenügende Beobachtungen angestellt werden konnten.

Was die Bedeutung der präocellaren Organe anbelangt, so möchte ich nur darauf hinweisen, dass sie bei oberflächlicher Ansicht allerdings an einige Abbildungen erinnern, welche HATSCHEK von den Gehörbläschen seiner Serpulidenlarven gegeben hat. Die Ähnlichkeit verschwindet aber sofort, wenn wir HATSCHEK's Beschreibung heranziehen, denn bei der Larve vom Faro z. B. ragen in das Innere des Bläschens äußerst feine, starre Härchen, und in der Höhlung finden sich eine Anzahl sehr kleiner lichtbrechender Konkremente. Eben so spricht CLAPARÈDE bei Beschreibung der Gehörkapseln der pelagischen Terebella conchilega-Larve von schwingenden Wimpern, welche die kugeligen dickwandigen Kapseln besetzen und durch ihren Schlag mehrere Ohrsteinchen in zitternde Bewegung versetzen.

Ich habe bei der Helgoländer Terebella-Larve die betreffenden Gebilde wiedergefunden und kann die CLAPARÈDE'sche Beschreibung auf Grund meiner Schnittbilder (Fig. 42) in jedem Punkt bestätigen.

Das präocellare Organ hat also wohl kaum mit den Gehörbläschen etwas zu thun, und ich muss mich damit begnügen, auf die morphologische Ähnlichkeit mit den Augenflecken hingewiesen zu haben.

---

[1] Bei den großen Augenflecken der Neapler Phyllodocidenlarve habe ich bei Anwendung der nämlichen Konservirungsmittel die Linse in ganz gleicher Weise von einem spaltförmigen Hof umgeben gefunden, wie den Binnenkörper der präocellaren Organe von Spio (Fig. 39). Hier ist die Ähnlichkeit also eine noch viel größere.

[2] Bei dem außerordentlich komplicirten Auge der Alciopide Asterope liefert allerdings nach KLEINENBERG eine ähnlich specialisirte Zelle nicht die Linse, sondern den Glaskörper.

Das Scheitelbüschel (Fig. 26 *sb*) besteht aus einer Gruppe von keilförmigen Pigmentzellen, in deren Mitte sich ein eigenthümliches Büschel von fadenförmigen Gebilden erhebt. Dieselben gehen von einem Punkte aus und dürften daher auf einer einzigen central gelegenen Zelle sich erheben. Sie unterscheiden sich von den gewöhnlichen Cilien durch ihre Dicke, ihren welligen Verlauf und ein gewisses Maß von Tingirbarkeit: ich war daher im Zweifel, ob es sich nicht um ein fadenförmiges Sekret handle, welches eben im Austritt begriffen ist, aber im Hinblick auf die regelmäßige Anordnung dieser Fädchen und in Anbetracht des Umstandes, dass auf keinem der Präparate an dieser Stelle eine typische Fadensekretdrüsenzelle zu beobachten war, möchte ich diese Fädchen für eine konstante plasmatische Differenzirung halten[1]. Da an der betreffenden Stelle bei anderen Formen, z. B. bei Nerine (Fig. 13) der unpaare Scheitelcirrus sich befindet, so wird man wohl nicht fehlgehen, wenn man dem Gebilde die Funktion eines Tast- oder Spürorgans, beziehungsweise eines rudimentären unpaaren Cirrus, zuschreibt. Umgeben ist dasselbe von einer Anzahl von Spürhaaren, die sich auf kraterförmigen Cuticulawarzen erheben (Fig. 26 *sh*).

Die quer gestellten Scheiteldrüsen konnten schon bei ganz jungen Larven mit borstentragenden Gliedern beobachtet werden, und waren auch noch im zehn- bis zwölfgliedrigen Stadium, wenn die homologen Gebilde an der Rückenseite der vorderen Segmente und im Analfeld bereits verschwunden waren, vorhanden. Jedoch war in dieser Hinsicht keine Regel festzustellen, denn es wurden z. B. eben sowohl Larven mit sechs borstentragenden Segmenten gefunden, welche die Scheiteldrüsen noch erkennen ließen, als auch solche, bei welchen nur noch die die Mündungen umgebenden Pigmentringe vorhanden waren. Eine mehrmalige Füllung der Drüsen ist mir nach den vorliegenden Bildern nicht gerade wahrscheinlich, vielmehr scheint der Sachverhalt der zu sein, dass die vermuthlich als Schutzorgane dienenden Drüsen zu verschiedenen Zeiten, gewissermaßen je nach Bedarf, entleert werden und dass dann die zur Zeit ihrer Reife aufgetretene Pigmentirung der Mündung noch eine Zeit lang fortbestehen kann. Die erwähnte Pigmentirung erstreckt sich, wie Fig. 26—28 (*pr*) zeigen, auf die peripherischen Abschnitte einer Anzahl keilförmiger, die Spindeldrüse umstellender Begleitzellen, welche in ihrer Gruppirung eine große Ähnlichkeit mit den Pigmentzellen des als rudimentärer Cirrus gedeuteten Scheitelbüschels haben, jedoch nach Entleerung der centralen Hauptdrüse gleichfalls eine secernirende Thätigkeit beginnen. Bemerkenswerth ist auch hier die Differenzirung einer Zellgruppe in eine größere centrale, in diesem Fall ausschließlich sekretorisch thätige Zelle und in eine Anzahl unter sich gleichartiger, pigmentführender Begleitelemente.

---

[1] Unterhalb der pigmentirten Partien sind zwischen den Ektodermelementen fädchenartige Gebilde wahrzunehmen, welche auf den Präparaten einen welligen Verlauf und eine gelbliche Färbung zeigen. Sie haben eine gewisse Ähnlichkeit mit manchen muskulösen Elementen, jedoch konnten weder ihre peripherischen Ansatzpunkte, noch ein Durchtritt derselben durch die Gehirnmasse, wie ein solcher beispielsweise beim Scheitelorgan von Lopadorhynchus beobachtet wurde, wahrgenommen werden. Dafür freilich, dass an dieser Stelle überhaupt muskulöse Gebilde auftreten können, würde der Umstand sprechen, dass der unpaare Cirrus, der sich bei der nahe verwandten Nerine-Larve am gleichen Platz vorfindet (Fig. 13), nach Beobachtungen am lebenden Objekt, eingezogen und vorgestreckt werden kann.

Indem ich die Besprechung des Kopfschildes dem Schlusskapitel vorbehalte, möge hier nur noch die Oberlippendrüse Erwähnung finden. Dieselbe setzt sich (Fig. 32) zusammen aus einer centralen drüsigen Zelle, welche die Form einer runden Flasche mit leicht ausgebauchtem Halse hat, und einer Anzahl von schmalen Begleitzellen, welche die über der Drüsenöffnung konvergirenden Cilien tragen. Das ganze Organ erinnert sehr an das dem »Scheitelorgan« von Lopadorhynchus entsprechende Gebilde bei der Neapler Phyllodocidenlarve (Fig. 40): eine ganz enorm entwickelte Drüsenzelle mit mächtigem Vollkern (*dz*) stellt hier den centralen Körper des Organs dar. Der peripherische Theil dieser außerordentlich mächtigen Zelle enthält einen flaschenförmigen Hohlraum, in dessen innerem bauchigen Theile sich einzelne Sekrettropfen vorfinden. Der periphere Theil der Centralzelle, welcher also den Hals der Flasche darstellt, ist von einer Anzahl cilientragender Begleitzellen (*bz*) umgeben, deren Plasma in charakteristischer reihenförmiger Anordnung auffallend blau tingirbare Körnchen enthält. Nach Allem, was ich auf den Schnitten ermitteln konnte, ist übrigens mindestens auch der Ausführungskanal des flaschenförmigen Hohlraums mit Cilien bestanden. In der Umgebung des Organs befinden sich einige »automatische Ganglienzellen« (*gzb*), und am Grunde derselben ist, wie bei dem entsprechenden Organ von Lopadorhynchus, ein (auf dem abgebildeten Schnitt nicht sichtbarer) Muskelstrang zu beobachten. Der Bau dieses Organs weicht nicht unerheblich von demjenigen des zweifellos homologen Gebildes von Lopadorhynchus ab (Lop., 1886, p. 59, 63), andererseits zeigt es aber, was die Kombination von drüsigen und wimperführenden Elementen anbelangt, eine große Ähnlichkeit mit der Oberlippendrüse von Spio, so dass wohl eine morphologische und funktionelle Homologie beider Gebilde angenommen werden darf.

Die unpaare Wimpergrube an der Ventralseite der Umbrella von Polynoë zeigt eine von den bisher genannten Organen wesentlich abweichende Beschaffenheit. Wie namentlich sagittale Schnitte (Fig. 41) erkennen lassen, befindet sich oberhalb des Cilienbüschels ein augenbrauenähnlicher Vorsprung, welcher an die Leiste über dem Scheitelorgan von Lopadorhynchus (l. c. p. 63) erinnert. Dieser Vorsprung ist aber nicht mit Wimpern besetzt, wie bei letzterer Form, sondern enthält die Mündungen einer Batterie von sechs bis acht neben einander gelagerten, schmalen Drüsen (*dz*). Die Cilien sitzen einer Gruppe von keilförmigen Zellen auf (*wz*), zwischen denselben und zwischen dem drüsenführenden Vorsprung inserirt eine Partie Muskelfasern (*m*), welche, so weit an den Schnitten zu sehen war, mit ihren inneren Enden am Ösophagus sich anheften. Diese Muskelfasern dürften durch ihre Kontraktion eine Vertiefung der unter der Leiste befindlichen Grube hervorrufen.

Blicken wir auf die verschiedenen bisher besprochenen Ektodermgebilde von Spio und den übrigen herangezogenen Formen zurück, so ergiebt sich als eine weit verbreitete Erscheinung, dass diese primitiv gebauten und primitiven Funktionen dienenden Organe meistens aus einer großen, gewöhnlich central gelagerten und in der Regel sekretorisch thätigen Hauptzelle und einer Anzahl Nebenzellen zusammengesetzt sind, welche unter sich gleichartig gebaut sind und gleichartig funktioniren, dagegen in beiderlei Hinsicht von der Hauptzelle abzuweichen pflegen. Die folgende Zusammenstellung soll die allmählich gesteigerte Specialisirung der Central- und Begleitzellen veranschaulichen:

	Centralzelle:	Begleitzellen:
Dorsale Pigmentflecke von Spio (Fig. 35—37).	Abscheidung einer feinkörnigen, nicht färbbaren, der Augenflecklinse ähnlichen Inhaltsmasse; schwache Pigmentirung der Randpartien.	Reichliche Pigmentablagerung.
Cephale Pigmentflecke von Spio (Fig. 33).	In der Mehrzahl vorhanden. Abscheidung der nicht färbbaren Inhaltsmasse, bezw. Schleimbildung.	Sehr dichte Pigmentablagerung.
Scheiteldrüsen von Spio (Fig. 26—28).	Spindelförmige Fadensekretdrüse.	Pigmentablagerung in den peripherischen Abschnitten; später Schleimbildung.

	Centralzelle:	Begleitzellen:
Präocellare Organe von Spio (? rudimentäre Augenflecke) (Fig. 29—30).	Abscheidung des augenlinsenförmigen Binnenkörpers (?).	Schwache Pigmentbildung.
Augenflecke von Spio (Fig. 27, 29—31), Nephthys (Fig. 38), Phyllodoce (Fig. 39).	[Abscheidung der Linse?]	[Reichliche Pigmentbildung?]
Scheitelbüschel von Spio (Fig. 26).	Ausbildung eines Büschels von Plasmafädchen.	Pigmentablagerung.
Oberlippendrüse von Spio (Fig. 32).	Reichliche Schleimsekretion.	Wimperbildung.
Scheitelorgan der Phyllodocidenlarve (Fig. 40).	Außerordentliche Volumentfaltung und reichliche Sekretbildung.	Wimperbildung.

Dieser morphologisch-physiologischen Zusammenstellung mögen noch einige Bemerkungen hinzugefügt werden, welche sich auf die Entfaltung von Sinnesorganen und ihnen ähnlichen Gebilden im Zusammenhang mit der Ausbildung der pelagischen Lebensweise beziehen. Ein längst geläufiges Beispiel stellen die Gehörkapseln der Terebelliden dar, welche den nicht-pelagischen Larven fehlen und nur bei pelagischen bisher beobachtet worden sind. Schon ein Überblick über die Typentafel gestattet uns aber diese Einzelerscheinung, welche auf eine reichlichere Ausstattung mit Sinnesorganen bei Ausbildung der pelagischen Lebensweise hinweist, bis zu einem gewissen Grade zu verallgemeinern.

Die drei zu voller Entfaltung der pelagischen Lebensweise gelangten Gruppen, die Polynoïnen, Phyllodociden und Spioniden zeigen eine viel größere Zahl und Mannigfaltigkeit der Augenflecke, der wimpernden und schleimsecernirenden Organe, als diejenigen Familien, bei welchen nur ein vereinzelter Übergang zum pelagischen Leben stattgefunden hat, beispielsweise die Euniciden. Freilich lassen gerade auch diese letzteren einen uns hier interessirenden Punkt mit besonderer Schärfe erkennen: während diejenigen Eunicidenlarven, welche nicht zum pelagischen Leben übergehen, keinen (Lumbriconereis) oder einen nur schwach entwickelten (Diopatra) apikalen Wimperschopf besitzen, tritt bei denjenigen Formen, die sich dem Auftrieb beigesellen, sofort als typisches pelagisches Attribut der lange, steife Scheitelschopf auf (Neapler Larve, Fig. 3).

In vielen Fällen lässt sich zeigen, dass die bei den verschiedenen pelagischen Formengruppen auftretenden Sinnesorgane genetisch homologe, aber in verschiedenen Richtungen differenzirte Bildungen sind. Ich glaube wenigstens, mit einiger Sicherheit für die drei oben genannten echt-pelagischen Gruppen, folgende Homologien aufstellen zu können:

	Polynoïnen:	Phyllodociden:	Spioniden:
Unpaare Scheitelantenne	Kommt bei der Metatrochophora zur Entwicklung		Frühzeitig entfaltet bei Nerine; durch den »Scheitelbüschel« ersetzt bei Spio.
Vorderste paarige Antennen.		Scheitelantennen.	? Angedeutet durch die Scheiteldrüsen.
Unpaares Sinnesorgan auf der Ventralseite der Umbrella.	Scheitelorgan.	Scheitelorgan.	Oberlippendrüse.

Für die paarigen Geruchsorgane der Phyllodociden, die ich auch bei meiner Neapler Larve in der von Kleinenberg beschriebenen Form aufgefunden habe (vgl. Fig. 8 und 9), ist bei den beiden anderen Gruppen nichts Entsprechendes aufzufinden: die Wimperbüschel der Polynoë-Metatrochophora liegen (Fig. 2) über den Augenfleckgruppen und sind desshalb mit den genannten Bildungen kaum vergleichbar.

Auch die Homologisirung der Augenflecke selber ist nicht möglich. In der gegenseitigen Anordnung und in der Stellung der Linsen zeigen sie die mannigfachsten generellen Abweichungen und bieten desshalb ein werthvolles diagnostisches Hilfsmittel dar.

Wenn also auch bezüglich einzelner Organe eine vergleichende Zusammenstellung der bei den verschiedenen Gruppen beobachteten Vorkommnisse naheliegt und durchführbar ist, so zeigt sich doch auch wieder gerade bei den pelagischen Larven eine außerordentliche Verschiedenheit in Zahl, Anordnung und Ausbildung, eine Mannigfaltigkeit, die um so weitgehender ist, je größere Anforderungen das pelagische Leben an das Sinnesvermögen der Larven stellt.

3. Kapitel. Der primitive Bewegungsapparat.

Kleinenberg hat in seiner Lopadorhynchus-Arbeit darauf hingewiesen, dass bei einer Reihe von Polychätengruppen der Prototroch sich aus drei Reifen, einem oberen und unteren kleinzelligen und einem mittleren großzelligen, zusammensetzt. Diese Reife tragen verschieden gestaltete und verschieden funktionirende Wimpern. Eine derartige Beschaffenheit des präoralen Wimperapparats findet sich, außer bei Lopadorhynchus, bei anderen Phyllodociden und bei Aphroditiden, ferner bei zwei Serpuliden, nämlich bei Eupomatus

(Hatschek's Fig. 44 zufolge) und Psygmobranchus (nach Abbildungen von Salensky). Eine allgemeine Regel liegt freilich in keiner Weise vor, so besteht unter den übrigen von Kleinenberg citirten Fällen der Prototroch von Polygordius aus zwei Kreisen gleich großer und gleich ausgerüsteter Zellen (Hatschek), und die folgende Übersicht, in welcher die Verhältnisse bei den Neapler Larven zusammengestellt sind, wird weiterhin erkennen lassen, dass bei den pelagischen Formen die Anzahl und das Stärkeverhältnis der in den Bewegungsapparat einbezogenen Elemente großen Schwankungen unterworfen ist.

Die Zellen der Wimperreife haben im Allgemeinen die Form von Prismen, welche im einfachsten Fall, nämlich bei der länglich-ovalen oder kreiselförmigen Trochophora, mit einer ihrer Flächen in der Peripherie des Wimperkreises liegen. Ein beliebiger durch die ideale Achse der Larve gelegter Längsschnitt schneidet aus den einzelnen Zellen Dreiecke oder Trapeze heraus, welche den Basen der Prismen kongruent sind. Ich bezeichne die Seiten der in der Körperoberfläche liegenden Prismenfläche als Länge (in der Längsrichtung der Larve) und Breite (in der Tangente des Wimperkreises), dagegen den Abstand zwischen Körperoberfläche und der Innenfläche der Epidermis, einem sonst üblichen Sprachgebrauche folgend, nicht als Dicke, sondern als Tiefe der Zellen.

Polynoïnen (vgl. Spät. Entw. Polyn., Fig. 12): bei den älteren Triester und Neapler Trochophoren besteht der Prototroch aus drei Reihen Zellen von vierseitig-prismatischer Gestalt. Die Zellen der beiden unteren, die Hauptcilien tragenden Reife haben prismatische Basen, die Elemente des obersten, mit Pigment und kleinen Wimpern ausgestatteten Reifes schieben sich keilförmig zwischen die oberen Flächen der mittleren Reihe und die Körperoberfläche herein.

Phyllodociden: die Befunde bei der Neapler Larve entsprechen den Kleinenberg'schen, es lassen sich zwei äußere kleinzellige und ein mittlerer großzelliger Reif unterscheiden. Der Paratroch ist einreihig.

Nephthyïden: der Prototroch der Neapler Larve besteht aus einem oberen schmalen und zwei unteren gleich breiten Reifen, der Paratroch ist einreihig.

Bei der Sylliden-Larve sind sämmtliche vier Reife einreihig, bei der Euniciden-Larve dagegen ist der Prototroch mindestens zweireihig.

Spioniden: Bei der Spio-Larve sind die beiden Prototrochhälften einreihig. Eben so stellt der perianale Paratroch einen einreihigen, an der Dorsalseite durch die Afteröffnung unterbrochenen Reif von fünf sehr breiten und tiefen prismatischen Zellen dar. Die Basen der Prismen sind gleichschenklige Dreiecke, deren kürzeste Seite in der Körperoberfläche liegt und die Längsseite der Außenflächen darstellt.

Die Wimperorgane der intertrochalen Segmente zeigen eine sehr eigenthümliche Differenzirung: sie bestehen aus einem ventralen Bogen, der sich aus vier, durch Drüsenelemente getrennten Zellen von der Beschaffenheit der Paratrochzellen zusammensetzt (Fig. 24); die zwei medianen (*vw*) liegen unterhalb der Bauchmarkverdickungen, die zwei lateralen (vw_1) auf der Höhe der ventralen Längsmuskelstreifen. Vor und hinter den vier Wimperzellen und theilweise auch zwischen ihnen liegen die später zu beschreibenden Drüsen und Skelettzellenzonen (*sk*).

Im Gegensatz zu diesen ventralen Abschnitten ist der dorsale Theil, der sich zwischen den beiden Hauptpigmentzellengruppen, beziehungsweise den primitiven Kiemen erstreckt (Fig. 35—36), zweireihig. Ein Längsschnitt durch die Larve (vgl. die halbschematische Seitenansicht Fig. 22) lässt die Durchschnitte von zwei kurzen Zellen erkennen, welche eine wimpernde Rinne in sich einschließen. Bei der geringen Ausbildung dieses dorsalen Wimperorgans wird die Frage nahegelegt, ob dasselbe überhaupt zum ursprünglichen Bewegungsapparat zu rechnen ist und ob ihm nicht vielmehr rein respiratorische Funktionen zukommen.

Was die Ausstattung der Wimperorgane mit nervösen Elementen anbelangt, so möchte ich aus den mehrfach erörterten, in der gewählten Konservirungsmethode liegenden Gründen eine Erörterung meiner bisherigen Erfahrungen vorläufig unterlassen. Im Speciellen möchte ich es nicht wagen, die bei der Neapler Phyllodocidenlarve vorgefundenen Verhältnisse im Sinne einer Bestätigung der bekannten Kleinenberg'schen Befunde zu verwerthen, da gerade bei dieser Larve in Folge einer reichlichen Fettdurchtränkung der Gewebe die Osmium-Platinchloridmethode keine besonders klaren Bilder hervorgerufen hat.

Bleiben wir daher bei dem oben besprochenen, gröberen Bau der Wimperapparate bestehen, so geht aus dem Gesagten hervor, dass von einer Einheitlichkeit in der Zusammensetzung keine Rede sein kann. Finden wir ja doch sogar bei Spio den Wimperapparat eines und desselben Segmentes an der Dorsal- und Ventralseite verschieden ausgebildet.

Eben so wie man bei einem Überblick über die pelagische Larvenwelt den Gesammteindruck bekommt, als ob der Übergang zur pelagischen Lebensweise eine in den verschiedenen Gruppen selbständig wiederholte Errungenschaft darstellt, und eben so wie die allgemeinen morphologischen und Wachsthumsverhältnisse eine ganze Reihe von selbständigen Erscheinungen aufweisen, so finden wir auch in der Zusammensetzung des primitiven Bewegungsapparates bei den einzelnen zur pelagischen Lebensweise übergehenden Gruppen eine ganze Reihe von Besonderheiten. Im Ganzen lässt sich sagen, dass, je ausgesprochener und verbreiteter die pelagische Lebensweise in einer einzelnen Gruppe ist, um so mehr eine Verstärkung des Apparates seies durch Vermehrung der Reifenzahl der einzelnen Wimperringe, sei es durch Vertiefung und Verbreiterung der einzelnen Zellen herbeigeführt wird.

So sind beispielsweise die Wimperreife solcher Formen, welche die pelagische Lebensweise überhaupt nicht einschlagen (Ophryotrocha), oder bei denen sie nur von kurzer Dauer ist Neapler Syllidenlarve), einreihig, während sie bei den ausgesprochen pelagischen Larven der Polynoïnen, Nephthyiden und Phyllodociden von vorn herein sich aus mehreren Reifen zusammensetzen. Es mag hier auch daran erinnert werden, dass nach SALENSKY bei der Aricia-Larve der Prototroch Anfangs nur aus einem einzigen Reifen besteht und erst später dreireihig wird, eine Beobachtung, die gleichfalls dafür sprechen dürfte, dass die Mehrzeiligkeit des Apparates eine vollkommenere Stufe darstellt.

Mit der Ausbildung kräftiger Schlagcilien geht ferner in vielen Fällen eine außerordentliche Vertiefung der Zellen Hand in Hand, gleichsam, um Boden für längere »Wimperwurzeln« zu liefern. Es sei hier der mächtigen, großkernigen mittleren Zellen im Prototroch der Phyllodocidenlarven gedacht und außerdem der tiefen Wimperzellen des Paratrochs von Spio, die sich wie breite Keile zwischen die übrigen Ektodermelemente hereinschieben.

Was die Beziehungen der Ausbildung des Wimperapparates zur Entwicklung der umbrellaren Schwimmglocke und die Substitution des primitiven Bewegungsorgans durch andere Einrichtungen anbelangt, so verweise ich auf den zweiten Theil, in welchem auch einige Gedanken über die ursprüngliche Anordnung der Bewimperung bei der segmentirten Larve ausgesprochen worden sind.

4. Kapitel. Das primitive Drüsen- und Skelettgewebe.

Einzellige Schleimdrüsen treten bei den pelagischen Larven in sehr verschiedener Anzahl und Massenentwicklung auf. Während bei der Euniciden-Nectochaeta von solchen nichts zu bemerken ist (Fig. 25 *a* und *b*), findet man dieselben bei anderen Formen, z. B. in gewissen Entwicklungsphasen der Polynoïnen, Phyllodociden und Spioniden auf bestimmte Ektodermbezirke koncentrirt, wo sie sich in großer Anzahl zusammenhäufen. Wieder bei anderen Larven, z. B. bei der pelagischen Syllidenlarve, ist das ganze Ektoderm, mit Ausnahme eines Theils der Bauchmarkregion, von einzelligen Drüsen durchsetzt. Dieselben lagern sich hier in einzelnen Körpergegenden, namentlich in der Kopfregion und seitlich von den Längsmuskelstreifen zu großen zwiebelförmigen Packeten zusammen, welche mit ihrem kuppelförmigen, von einem dünnen Mesodermbelag bekleideten Boden weit über die innere Grenzfläche des Ektoderms in die Leibeshöhle hineinragen und dieselbe großentheils ausfüllen (Fig. 21).

Alle von mir beobachteten Drüsengebilde der Polychätenlarve, mit Ausnahme der »provisorischen Nephridien« der Polynoë-Larve (Spät. Entw. Polyn., p. 271, Fig. 17 und 18) und ähnlicher Vorkommnisse bei der pelagischen Terebella-Larve, haben einen einzelligen Charakter, und auch in den Fällen, in welchen sie zu Packeten zusammentreten, hat jede Drüse ihren eigenen Ausführungsgang. Die Kerne befinden sich, so viel sich bei der geringen Differenzirung der Zellgrenzen feststellen ließ, meistens in der inneren Hälfte der Zellen, so namentlich in den Cirrusanlagen (Fig. 22)[1], und zeigen zur Zeit der Drüsenreife keine Unterschiede gegenüber denjenigen der übrigen Ektodermelemente: sie sind verhältnismäßig klein, haben eine unregelmäßige Gestalt und sind von einem gleichmäßigen Kerngerüst durchsetzt. Nur in einzelnen Fällen, so bei der Centralzelle des Scheitelorgans der Phyllodocidenlarve, welche in einer mehr kontinuirlichen Thätigkeit sich zu befinden scheint (Fig. 40 *dz*), haben sie einen ausgesprochenen Vollkerncharakter.

Die Gestalt der Drüsenzellen selbst, beziehungsweise die der Sekretmasse, ist eine sehr verschiedene. Sie pflegt sehr regelmäßig zu sein bei den eigentlichen Fadensekretdrüsen, beispielsweise spindelförmig bei den Scheitel-, Rücken-, Ruder- und Enddrüsen von Spio (Fig. 11; Fig. 14 *rd* und *ed*), fächerförmig bei den Drüsen des Analfeldes von Magelona (Fig. 15), knäuel- oder **C**-förmig aufgerollt bei den kleineren Drüsen der Syllidenlarve (Fig. 6).

---

[1] Vgl. auch meine früheren Angaben über die großen Schleimdrüsen in den Rudern von Tomopteris (Spät. Entw. Polyn. p. 255).

Größere Drüsen haben meist eine sackförmige Gestalt mit breitem inneren Boden und zugespitztem peripherischen Abschnitt, z. B. die meisten größeren Drüsen der Syllidenlarve (Fig. 22), sowie die dem »Kopfschild« entsprechenden Elemente bei der Neapler Phyllodocidenlarve (Fig. 20). Von Interesse sind endlich noch die mehrfach gebauchten Drüsen, z. B. diejenigen der jungen Cirrusanlagen der Syllidenlarve (Fig. 22 *ac*): sie bilden ein vollkommenes Seitenstück zu den großen, mehrfach gebauchten Drüsenschläuchen der centralen Abschnitte der Tomopteris-Flosse (Spät. Entw. Polyn., p. 255, Fig. 20 d_2).

Die meisten Drüsen sind beim lebenden Objekt vollkommen durchsichtig. Bei den Fadensekretdrüsen (Spio, Magelona, Syllide) zeigt die Sekretmasse, namentlich beim lebenden Objekt, in ihrer ganzen Ausdehnung eine feine Streifung und diese fadenförmige Struktur tritt auch bei den ausgetretenen Sekretballen und Flocken zu Tage. Nur in einzelnen Fällen ist ein Farbstoff an das Drüsensekret gebunden, so in den gelben und braunen Drüsen des Analfeldes der polytrochen Harpochaeta (vgl. M. Müller, Obs., 1852, p. 25), und eben so glaube ich, auf Grund der Vergleichung der Schnittpräparate mit den vom lebenden Objekt erhaltenen Bildern behaupten zu können, dass die eigenthümlichen unregelmäßigen grünen Flecken, welche bei der Nephthys-Larve im Kopfsegment auftreten (Fig. 5) und am lebenden Objekt aus zahlreichen grünen Körnchen zusammengesetzt sind, drüsiger Natur sind, dass also auch hier der Farbstoff an ein Drüsensekret gebunden ist.

Bei Anwendung der Osmium-Platinchloridmischung nehmen die Drüsen bei Alaunkochenillefärbung einen intensiv karminfarbenen, bei Hämatoxylinfärbung einen dunkelvioletten oder dunkelblauen Ton an: durch die Raschheit, Intensität und Haltbarkeit dieser Tinktion ist das Drüsensekret vor allen anderen Gewebstheilen ausgezeichnet. Bei den Fadensekretdrüsen kann in einzelnen Fällen, so mitunter bei den Scheiteldrüsen von Spio, auch beim konservirten Material die Streifung hervortreten, jedoch coagulirt meistens das Sekret als scheinbar homogene Masse. In einzelnen Fällen, so bei der Syllidenlarve, kann die halbentleerte Drüse eine fächer- oder haarscheitelförmige Anordnung des Sekrets zeigen (Fig. 22 *fd*), welche auf eine lokale Entstehung des Sekrets innerhalb des Zellplasmas hinweist. In dieser Hinsicht sind auch gewisse Kopfdrüsen der Polynoë-Trochophora von Interesse, in welchen das Sekret in Form kleiner gleichmäßiger Tröpfchen im Zellplasma auftritt. Endlich sei hier noch, als eine weitere Abweichung von der homogenen Gerinnungsweise, das Drüsensekret der Helgoländer Terebella-Larve erwähnt, namentlich dasjenige der Unterlippendrüsen, welches beim konservirten Material aus zahlreichen gleichgroßen, bacillenartigen Stäbchen zusammengesetzt erscheint.

Gehen wir über zu einem zweiten Punkt, nämlich zur Vertheilung der Drüsen, so ist dieselbe bei den meisten Formen eine auf bestimmte Organe beschränkte, theilweise sogar eine strengsymmetrische. Sogar bei den Syllidenlarven, bei welchen die Drüsen in außerordentlicher Masse entwickelt sind, zeigen wenigstens die seitlichen Drüsen eine sehr regelmäßige Anordnung, die auch auf gut geführten Schnitten zur Anschauung kommt: es findet dabei sogar (Fig. 21) in Bezug auf die Gestalt und auf den Grad der Tingirbarkeit eine regelmäßige metamere Wiederholung statt.

Im Übrigen pflegen ganz bestimmte Organe und Gewebstheile bevorzugt zu werden. Es wurde bereits erwähnt, dass bei den primitiven Sinnesorganen und verwandten Bildungen, besonders die großen Centralzellen zur Sekretbildung neigen. So haben wir in der mittleren Zelle des Scheitelorgans der Phyllodocidenlarve (Fig. 40 *dz*) überhaupt die am meisten differenzirte Drüsenzelle vor uns, die bei den pelagischen Larven bisher gefunden worden ist: das Sekret entleert sich zunächst in einen intracellulären Hohlraum, der durch einen von wimperführenden Begleitzellen umschlossenen und selbst wimpernden Kanal mit der Außenwelt in Verbindung steht.

Eine besondere Entfaltung zeigen die drüsigen Elemente gewöhnlich in der Umbrella, im Analfeld und in den Anlagen der Segmentalanhänge (Ruder, Cirren).

Zumal die Umbrella fast aller pelagischen Larven zeigt Drüsenbildungen, besonders reichlich treten solche bei der Nephthys- und Syllidenlarve auf. Bei ersterer finden sich auf Schnitten lange, knäulig gewundene und mit einander verschlungene Drüsenschläuche in großer Menge und dichter Anordnung vor, bei letzterer sind es Packete von sackförmigen Elementen, die in die Leibeshöhle vorspringen. Von sonstigen umbrellaren Vorkommnissen seien noch erwähnt die dem »Kopfschild« KLEINENBERG's homologe Drüsengruppe der Phyllodocidenlarve (Fig. 20), welcher ähnliche Gruppen an der hinteren Cirkumferenz des Stomodäums (»Bauchschild«) entsprechen; ferner die Drüsenbatterie, welche bei der Polynoë-Larve den brauenförmigen Vorsprung oberhalb der Wimpergrube besetzt (Fig. 41 *dz*).

Eine reichliche Versorgung mit Drüsen pflegt ferner das Analfeld zu zeigen: für die Polynoë-Larve habe ich dies Verhältnis schon früher beschrieben (Spät. Entw. Polyn., Fig. 23 und 24). Besonders charakteristisch sind aber die Vorkommnisse bei Spio, bei welcher im Analfeld eine streng-symmetrische Anordnung von zwei oder drei Drüsenpaaren auftritt (Fig. 14 *ed*); bei Magelona, wo das Analfeld die einzige Stätte der Drüsenbildung darstellt (Fig. 15); bei den älteren pelagischen Syllidenlarven (Neapler Larve, Fig. 7; Harpochaeta), bei welchen gleichfalls gerade am Hinterrande eine außerordentliche Entfaltung drüsiger Elemente hervortritt.

Weitere Hauptbildungsherde für drüsige Elemente stellen die jungen Segmentanhänge dar. So sind z. B. bei der Polynoë-Larve die eben hervorbrechenden Cirren mit mehreren secernirenden Elementen ausgestattet (l. c., p. 254, Fig. 19) und dasselbe Verhältnis tritt in besonders schöner Weise bei den Analcirrenanlagen der Eunicidenlarve hervor (Fig. 22 *ac*). Diese Cirrenknospen setzen sich, wie dies auch sonst bei den Fühleranlagen der Fall ist, aus einem Bündel schmaler, die ganze Epidermistiefe durchziehender Zellen zusammen, von denen die central gelegenen sich in sekretorischer Thätigkeit befinden. Die Sekretpfropfen zeigen durchweg unmittelbar am Grunde der Knospe eine erste Anschwellung, sie verdünnen sich dann zu einem zarten Strang, der vor der Mündung sich abermals bauchig erweitert. Es liegen also, wie bereits früher erwähnt wurde, hier Verhältnisse vor, wie sie auch die Ruder von Tomopteris zeigen. Man wird dabei vor die Frage gestellt, ob die gleichen Zellen, die in diesem Stadium sekretorisch thätig sind, späterhin sich zu percipirenden Elementen umgestalten können, oder ob sie durch andere Elemente ersetzt werden, eine Frage, deren Beantwortung mir auf Grund des vorliegenden Materials nicht möglich ist.

Mit zahlreichen Drüsen sind auch die Ruderanlagen der Spio-Larve und, nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, die der Nerine-Larve ausgestattet, und zwar tritt bei ersterer in jüngeren Stadien in jeder Anlage je eine größere, spindelförmige Fadensekretdrüse auf (Fig. 14 *rd*), während in älteren Stadien mehrere Sekretpfropfen von unregelmäßiger Gestalt zu finden sind (Fig. 24 *d*).

Über die physiologischen Voraussetzungen, unter welchen eine Epidermiszelle die secernirende Thätigkeit aufnimmt, lässt sich zur

Zeit nichts angeben. Dagegen kann man sich fragen, welche biologische Bedeutung die Drüsen für die Larven haben.

Ich habe früher im Hinblick auf die Verhältnisse bei Tomopteris, bei welcher schon durch VEJDOVSKÝ dem Drüsensekret eine vornehmlich schützende Bedeutung zugesprochen worden ist, die Vermuthung ausgesprochen, »dass auch bei der jungen Polynoë das Drüsensekret, dessen Erzeugung mit den das Nectochaetastadium einleitenden Umwandlungsvorgängen stehen dürfte, eine Nebenbedeutung als Vertheidigungsmittel erlangt hat« (l. c., p. 255).

Ich glaube jetzt diese Annahme durch den Hinweis darauf stützen zu können, dass die drüsigen Organe auch bei anderen Formen im Wesentlichen an besonders exponirten Stellen, an der Umbrella, in der Anlage der Segmentalanhänge und im Endfeld auftreten. Bei unserer geringen Kenntnis des gegenseitigen Verhältnisses, in dem die pelagischen Thiere zu einander stehen, ist es freilich zur Zeit nicht möglich, zu sagen, welchem Gegner gegenüber diese Vertheidigungsorgane Anwendung finden können. Aber wir wissen ja auch nicht, gegen welchen Feind die »Schutzborsten« der Spioniden- und Hermellidenlarven, sowie der Mitraria wirksam sein können, und doch ist das Verhalten der betreffenden Larven auf dem Objektträger, die igelartige Aufrollung der Spioniden und das gleichzeitige Auseinanderspreizen der provisorischen Borstenbündel, ein unzweideutiger Hinweis auf die Bedeutung dieser Organe[1].

Es wäre nun noch zu untersuchen, ob vielleicht speciell die pelagischen Larven sich durch besondere Entfaltung drüsiger Elemente auszeichnen. Wenn ich auch einige nicht pelagische Formen auf diesen Punkt zu prüfen die Gelegenheit hatte und wenigstens für Aricia und Ophryotrocha das Vorkommen von drüsigen Elementen feststellen konnte, so ist das Vergleichsmaterial doch noch zu gering, um in diesem Punkte einen Überblick zu gestatten.

Skelettzellen. Es wurde bereits oben mehrfach angedeutet, dass die Drüsenzellen bei einer und derselben Form eine verschiedene Beschaffenheit zeigen können. In vielen Fällen, so in den Cirrusanlagen (vgl. Fig. 22 *ac*), zeigen dann allerdings sämmtliche secernirenden Elemente desselben Organs den nämlichen Charakter.

---

[1] In wie weit die Angabe M'INTOSH's, Notes 1890, wonach die Schutzborsten der Spionidenlarven jungen Fischen gegenüber nicht in allen Fällen ein ausreichendes Vertheidigungsmittel zu sein scheinen, auf direkter Beobachtung beruht, ist aus seiner Mittheilung nicht zu ersehen.

Jedoch können auch Beispiele genannt werden, in denen innerhalb eines kleinen Ektodermbezirks die verschiedensten Vorkommnisse neben einander auftreten. Dies ist in besonders ausgeprägter Weise der Fall bei der Spio-Larve, und zwar sind es die spangenartigen Drüsenkomplexe an der Ventralseite der einzelnen Segmente, je vor und hinter den ventralen Wimperbögen, welche eine ganze Reihe verschiedener Ausbildungsstufen in allen möglichen Übergängen aufweisen (Fig. 23 und 24). Von den schmalzelligen, mit dunkel tingirbarem Sekret gefüllten Elementen, welche mit denen der Ruder vollkommen übereinstimmen (Fig. 23 *α*, verglichen mit Fig. 24 *d*), führen hier alle Zwischenstufen hinüber zu solchen Elementen, welche auf den ersten Anblick, ohne Kenntnis der Verbindungsglieder, wohl kaum als secernirende Zellen angesprochen werden dürften. Zunächst (Fig. 23 *β*) treten breitere, sackförmige Gebilde mit dunkel tingirbarem Sekret auf, welche in ihrem Verhalten gegenüber den Reagentien noch ganz den Charakter der erstgenannten Bildungen zeigen. Die so beschaffenen Elemente sind durch alle Zwischenstufen, deren genaue bildliche Wiedergabe eine ganze Reihenfolge von Farbentönen verlangen würde, mit anderen gleichfalls sackförmigen Elementen verknüpft, deren Sekret sich nur noch blassviolett färbt und deren dunkel-tingirbarer, unregelmäßig geformter und stark reducirter Kern, in der Mitte der Sekretmassen an feinen Plasmasträngen, nach Art vieler Pflanzenzellkerne, suspendirt ist (Fig. 23 *γ*). Daneben treten endlich rundliche Zellen auf, deren Zellleib aus einer vollkommen unfärbbaren, homogen gerinnenden Substanz besteht, welche durch ein zartes plasmatisches Netzwerk in einzelne Schollen zerlegt ist. Der Kern dieser vierten Zellgattung zeigt noch den nämlichen Charakter und die nämliche Lage, wie in den vorerwähnten Zwischenstufen, und wir haben demnach Elemente vor uns, welche erst recht an Pflanzenzellen erinnern (Fig. 23 *δ*).

Ganz das nämliche Verhältnis findet sich auch in der Kopfregion der Spio-Larve (Fig. 26), aber auch bei vielen anderen Larven lässt sich diese Reihenfolge von Übergängen verfolgen. So zeigen die Drüsen der hinteren Körperregion von Syllis alle Zwischenstufen zwischen den Typen *α* und *β* (Fig. 22), während seitliche Tangentialschnitte durch dieselbe Larve neben einander Typus *β* und *γ* zur Anschauung bringen (Fig. 21): in jedem Segment ist hier eine einzelne Zelle mit schaumigem, blassviolett gefärbtem Inhalt zu bemerken, während die übrigen die sackförmige Gestalt und das homogene, dunkel tingirbare Sekret des Typus *β* zeigen. In ähnlicher Weise finden sich die verschiedenen Übergangsformen in der Kopf- und Analregion der jungen Ophryotrocha-Larve ausgeprägt (Fig. 18, bezw. 18 *a*): neben schmal-cylindrischen Zellen mit dunkel tingirbarem Sekret treten sackförmige Elemente von geringerer Tingirbarkeit und endlich schaumige, nicht färbbare auf. Diese letzteren zeigen bei der jungen, mit zwei »intertrochalen« Segmenten versehenen Larve eine strengsymmetrische Anordnung, namentlich in den seitlichen Partien des Körpers, so dass beim gefärbten Material die weiß bleibenden δ-Zellen der Larve ein sehr charakteristisches Aussehen geben (Fig. 16). Häufig zeigen die einander spiegelbildlich korrespondirenden Elemente hinsichtlich der Färbbarkeit der Inhaltsmasse ein verschiedenes Verhalten (Fig. 18 *a*). In diesen Fällen tritt dann die ursprüngliche Drüsennatur der δ-Zellen besonders deutlich hervor.

Es lässt sich natürlich nicht wohl entscheiden, ob im individuellen Leben alle δ-Zellen aus typischen Drüsenelementen durch Vergrößerung des Volumens und Umwandlung der Inhaltsmasse hervorgehen oder ob einige derselben einem verkürzten Bildungsprocesse ihren Ursprung verdanken. Jedenfalls scheint es mir auf Grund der morphologischen Befunde zweifellos zu sein, dass die verschiedenen im Obigen beschriebenen Gebilde sich nur graduell durch die Beschaffenheit und Menge der Inhaltsmasse unterscheiden, dass also die bisher als δ-Zellen bezeichneten Elemente in physiologischer Hinsicht den eigentlichen Drüsenzellen sehr nahe verwandte Bildungen sind.

Durch dieses Ergebnis wird aber ein Licht geworfen auf gewisse Vorkommnisse, welche bei verschiedenen anderen Objekten wiederholt die Aufmerksamkeit der Autoren auf sich gelenkt haben, und über deren morphologische Stellung und physiologische Leistung bisher nur ziemlich unsichere Vermuthungen aufgestellt worden sind. Es seien hier nur einige Angaben von HATSCHEK und KLEINENBERG erwähnt.

Bei Polygordius treten nach HATSCHEK am Vorderrand des präoralen Ringwulstes Zellen auf, welche eine große Anzahl stark lichtbrechender Kugeln enthalten. »Dieselben sind zum Theil wahrscheinlich Fettkugeln, theilweise aber bestehen sie aus einer Substanz, welche durch Karmin tingirbar ist und auch in ihrem optischen Verhalten eine große Ähnlichkeit mit Eiweißmassen besitzt, wie solche z. B. in den Entodermzellen der eiweißschluckenden Annelidenembryonen (Lumbricus, Criodrilus, Nephelis) sich finden. Jedenfalls scheint es mir zweifellos zu sein, dass diese Ektodermzellen aufgespeichertes Nahrungsmaterial nach Art der Fettgewebe enthalten. Dasselbe ist wahrscheinlich zur Ernährung der benachbarten Geißelträger bestimmt, welche bei ihrer bedeutenden Funktion, als beinahe ausschließliche Bewegungsorgane der Larven, einer besonderen Ernährungseinrichtung bedürfen.«

Ich habe selbst die Triester Polygordius-Larve auf diesen Punkt hin untersucht: bei Konservirung mit einem Gemisch von Platinchlorid und FLEMMING'scher Lösung und bei Färbung mit Alaunkochenille zeigen die betreffenden Zellen genau das nämliche großschaumige Aussehen und die nämlichen Färbungs- und Lichtbrechungsverhältnisse wie beispielsweise die δ-Zellen in der Kopfregion der Spio-Larve und die »Lakunen« bei Polynoë, welch' letztere, wie unten gezeigt werden soll, gleichfalls nichts Anderes als δ-Zellen sind.

Auch bei Eupomatus treten nach HATSCHEK am dritten Tage am vorderen Rande des Ringwulstes im Ektoderm »Vacuolen« auf, die eine Reihe wabenähnlicher Hohlräume darstellen. »Dieses vacuolisirte Gewebe, sagt HATSCHEK, scheint eine tektonische Bedeutung zu haben, es vermittelt den Übergang von dem dicken Ringwulst zu der sehr dünnen Zellschicht des Scheitelfeldes. Man kann auch sagen, dass durch die Vacuolisirung eine Ersparung an Substanz bedingt ist.«

Mir selbst ist bisher weder Eupomatus noch sonst eine pelagische Serpulidenlarve vorgelegen, doch unterliegt es wohl nach der Beschreibung und den Abbildungen bei HATSCHEK keinem Zweifel, dass es sich auch hier um δ-Zellen handelt.

Eine dritte, wichtige Angabe aus der früheren Litteratur bezieht sich auf Lopadorhynchus. Hier kommt nach KLEINENBERG (l. c., p. 62) eine vergängliche Bildung, das »Kopfschild«, dadurch zu Stande, dass sich unterhalb der Anlagen der Scheitelantennen einige Ektodermzellen von der Oberfläche in die Tiefe des Ektoderms zurückziehen und dass sich in denselben eine klare Flüssigkeit ausscheidet, »die schnell so sehr zunimmt, dass das Protoplasma zu einer dünnen membranartigen Hülle ausgedehnt wird, die an einer Stelle den geschrumpften Kern enthält. Die derartig umgebildeten Zellen rücken an einander und erhalten unregelmäßig polyedrische Formen. — So entsteht im Inneren des Ektoderms ein scharf begrenztes bogenförmig nach unten gekrümmtes Organ, das durch seine beträchtliche Dicke eine Erhebung der Oberfläche hervorruft« (l. c., Fig. 1 *a*). Eine ähnliche gleichfalls vergängliche Ektodermverdickung entsteht bei der Lopadorhynchus-Trochophora unterhalb des Stomodäums. Dasselbe hat eine herzförmige Gestalt und umfasst in etwas späteren Stadien mit seinen beiden Flügeln von unten her die Stomodäalöffnung (l. c., Fig. 4). Wie schon aus den von KLEINENBERG gegebenen Schnittbildern hervorgeht (l. c., Fig. 19 *b* — Kopfschild — und Fig. 28 *d*—*f* — Bauchschild —), zeigen die Zellen der beiden Gebilde die größte Ähnlichkeit mit den γ- und δ-Zellen der Spio-Larve und auch einige andere Befunde weisen auf die Verwandtschaft dieser Zellen mit den eigentlichen Drüsenzellen hin: so hat schon KLEINENBERG, sicherlich mit Recht, die Elemente zum Vergleich herangezogen, welche SALENSKY bei Pileolaria als große einzellige Drüsen beschreibt, und eben so konnte ich bei der Neapler Phyllodocidenlarve an den entsprechenden Stellen, nämlich oberhalb des Scheitelorgans (Fig. 20) und an der unteren Cirkumferenz des Stomodäums dichte Ansammlungen von Zellen beobachten, deren Inhaltsmasse die Reaktionen des gewöhnlichen Schleimdrüsensekrets zeigt. Es finden sich, wie die Fig. 20 zeigt, was die Größe, Gestalt und Färbungsreaktionen der betreffenden Zellen anbelangt, alle Übergänge von großen sackförmigen Elementen mit blassviolett tingirter Inhaltsmasse, bis zu den typischen fingerförmigen, dunkelblau gefärbten Drüsenzellen. Dieser Befund bei einer nahe verwandten Form charakterisirt auch die Zellen des Kopf- und Bauchschildes von Lopadorhynchus als drüsenähnliche Gebilde.

Was die Bedeutung des Kopf- und Bauchschildes anbelangt, so spricht KLEINENBERG denselben unter Vorbehalt die Rolle eines larvalen Stütz- oder Skelettgewebes zu (l. c., p. 88, 133).

Eine vierte hierher gehörige Beobachtung habe ich in meiner Polynoë-Arbeit (p. 251) angeführt. Bei Polynoë treten im Metatrochophorastadium in der ganzen Kopfregion innerhalb der Epidermis große Lakunen einer homogenen Substanz auf, welche nach Anwendung der Osmiumgemische und bei Tinktion mit Alaunkochenille eine charakteristische blassviolette Färbung annimmt und, wie ich hier hinzufügen will, bei schwacher Alaunkochenillefärbung oder bei Anwendung von Hämatoxylin einen gelblichen Ton zeigt. Ich glaubte ihre Entstehung und ihr Wiederverschwinden mit der beim Übergang aus dem Trochophora- ins Nectochaetastadium sich vollziehenden Umbildung der Kopfregion in ursächlichen Zusammenhang bringen zu sollen, indem ich ihr Auftreten als eine Begleiterscheinung der bei jenem Übergang vor sich gehenden tiefgreifenden physiologischen Veränderungen auffasste.

Ich glaube nunmehr, auf Grund eines größeren Vergleichsmaterials, sowohl hinsichtlich des morphologischen Charakters, als bezüglich der Funktion dieser Gebilde, eine präcisere Ansicht aussprechen zu dürfen.

Was den ersteren anbelangt, so lassen sich die gewonnenen Ergebnisse in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1) Bei zahlreichen Polychätenlarven treten während der Metamorphose an verschiedenen Stellen des Ektoderms große, rundliche Zellen auf, welche beim lebenden Objekt größtentheils von einer glashellen Substanz erfüllt erscheinen. Der Kern dieser Zellen ist entweder in der wandständigen, dünnen Plasmaschicht gelegen oder, nach Art vieler Pflanzenzellkerne, in einem netzförmigen Gerüstwerk, welches jene Inhaltsmasse in einzelne Schollen zerlegt, suspendirt.

2) Bei Anwendung von Osmiumgemischen und verschiedenen Kernfärbungsmethoden erweist sich jene Inhaltsmasse als eine homogen gerinnende, schwach oder gar nicht färbbare, in letzterem Fall glashell oder speckig aussehende Masse.

3) Neben diesen Zellen sind am konservirten Material andere Elemente zu beobachten, welche in Größe, Gestalt, Beschaffenheit des Kerns und Färbbarkeit der Inhaltsmasse alle Übergänge zu den typischen Schleimdrüsenzellen zeigen.

Was ferner die Funktion dieser Zellen anbelangt, so möchte ich nunmehr die Hatschek'sche Auffassung, wonach es sich um Gebilde von tektonischer Bedeutung handle, und die Kleinenberg'sche Vermuthung, dass die betreffenden Zellkomplexe ein larvales, also vergängliches **Stütz- oder Skelettgewebe** darstellen, für durchaus berechtigt halten.

Die Lokalisirung dieser Zellen an ganz bestimmten Körperstellen, wie sie namentlich an der Ventralseite der Spio-Larven, vor und hinter den Bauchwimperbögen (Fig. 23 und 24) und an der Ventralseite der ersten Segmente der pelagischen Terebella-Larve (Fig. 42 *sk*) wahrzunehmen ist, ihre symmetrische Anordnung bei der Ophryotrocha-Larve (Fig. 16), ihr Vorkommen in der als Schwimmglocke funktionirenden Umbrella (Polynoë, l. c., Fig. 12—18 *l*; Euniciden-larve, Fig. 25 *a*, *sk*; Lopadorhynchus), ihre Ähnlichkeit mit den Chordaelementen und vielen Pflanzenzellen, — alle diese Erscheinungen lassen sich wenigstens sehr gut mit der Annahme vereinigen, dass es sich um ein Füll- oder Stützgewebe handelt, dem in Folge des Turgors der halbflüssigen Inhaltsmasse eine besondere Resistenz, vielleicht auch ein relativ geringes specifisches Gewicht zukommt. Man darf wohl auch daran denken, das von HATSCHEK angeführte Princip der Materialersparung heranzuziehen. Ich möchte daher, im Anschluss an einen KLEINENBERG'schen Ausdruck, für diese Zellen die Bezeichnung Skelettzellen vorschlagen, da der Ausdruck »Stützzellen« in der Histologie vielfach in einem ganz bestimmten Sinn gebraucht wird.

Ich beschäftigte mich längere Zeit mit der Frage, ob diese »Vacuolen« (HATSCHEK) nicht vielleicht die Rolle eines hydrostatischen Apparates haben könnten, welcher den Larven beim Aufsteigen und Niedersinken dienstbar wäre. Allein der Umstand, dass die Füllmasse der Zellen als homogene Substanz koagulirt, dass sie also jedenfalls nicht eine besonders dünne Lösung darstellt — was die Voraussetzung für obige Annahme bilden würde —, schließt die Möglichkeit aus, dass durch eine etwaige Füllung und Leerung der Zellen, die überdies am lebenden Objekt nie beobachtet wurde, erhebliche Differenzen im Gesammtgewicht der Larve zu Stande kommen. Ich möchte hier nur hinzufügen, dass sich der hydrostatische Apparat der Radiolarien, beispielsweise von Thalassicolla bei Anwendung derselben Reagentien (Platinchlorid-Osmiummischung, Hämatoxylin) als ein polyëdrisches Fachwerk darstellt, welches auf Schnittpräparaten vollkommen hohle Räume umschließt, an deren Wandungen sich ein körniger, dunkel tingirbarer Niederschlag in dünner Schicht vorfindet.

Welche Bedeutung im Einzelnen die Lokalisirung dieser Elemente gerade an bestimmten Stellen hat, darüber kann man sich im einen Fall eine bessere, im anderen eine weniger gute Vorstellung machen. Es sei hier nur noch darauf hingewiesen, dass bei Formen mit ausgeprägt pelagischem Charakter dieses Skelettgewebe, welches, wie erwähnt, die Eigenschaften der Resistenz und Leichtigkeit vereinigen dürfte, häufig eine besonders reichliche Entfaltung zeigt.

So finden sich in den Rudern der Tomopteris in allen Zellen mit Ausnahme der eigentlichen Drüsenzellen »Vacuolen« vor (Spät. Entw. Polyn., p. 286, Fig. 20), und als besonders bezeichnendes Beispiel möchte ich noch das Schlundgewebe einer pelagischen Charakterform, der Magelona-Larve, anführen. Dasselbe besteht (Fig. 43) aus einer einschichtigen Lage von cylindrischen Zellen mit wandständigen Kernen, deren ganzer Inhalt, mit Ausnahme eines dünnen, plasmatischen Wandbelegs, aus jener glashellen Füllmasse besteht. Es sind, um wieder einen naheliegenden botanischen Ausdruck zu benutzen, palissadenähnliche Elemente, welche im Längsschnitt ganz das Ansehen von Pflanzenzellen haben (Fig. 43 oben), im Querschnitt aber sich zu einem polygonalen Netzwerk zusammenordnen (Fig. 43 untere Hälfte).

Freiburg im Breisgau, den 1. Juni 1896.

Litteratur über die Embryologie und Metamorphose der Polychätenlarven.

Bem.: Die mit einem Stern (*) bezeichneten Arbeiten sind mir unzugänglich gewesen.

1778. 1. M. Slabber, Natuurkundige Verlustigungen. Harlem 1778. (Spionidenlarve.)

1840. 2. S. L. Lovén, Jakstagelse öfver metamorfos hos en Annelid. in: K. Vet. Ak. Handl. Stockholm 1840. Übersetzt von W. Peters in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 8. Vol. I. 1842. (Polygordius.)

1843. 3. A. Oersted, Annulatorum Danicorum conspectus. Hafniae 1843. (Spionidenlarve.)

1845. 4. A. Oersted, Über die Entwicklung der Jungen bei einer Annelide und über die äußeren Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 11. Vol. I. 1845. (Exogone naïdina.)

5. Milne Edwards, Recherches zoologiques faites pendant un voyage sur les cotes de la Sicile. II. Observations sur le développement des Annélides. in: Ann. sc. nat. Ser. 3. Zool. Vol. III. 1845. (Terebella nebulosa, Protula elegans, Nereis sp.)

6. M. Sars, Zur Entwicklung der Anneliden. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 11. Vol. I. 1845. (Polynoë cirrata.)

1846. 7. H. Koch, Einige Worte zur Entwicklungsgeschichte von Eunice. in: Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. f. ges. Naturw. Vol. VIII. 1846.

8. A. Kölliker, Nachwort zu H. Koch's Aufsatz über die Entwicklungsgeschichte von Eunice. in: Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. f. ges. Naturw. Vol. VIII. 1846.

9. J. Müller, Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. in: Müller's Arch. 1846. (Mesotrocha.)

1847. 10. W. Busch, Über die Mesotrocha sexoculata. in: Müller's Arch. 1847.

11. H. Frey u. R. Leuckart, Beiträge zur Kenntnis wirbelloser Thiere, mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres. Braunschweig 1847.

1848. 12. A. de Quatrefages, Études embryogéniques. Mémoire sur l'embryogénie des Annelides. in: Ann. sc. nat. (3.) Zool. Vol. X. 1848. (Hermella.)

1850. 13. A. de Quatrefages, Expériences sur la fécondation artificielle des oeufs de Hermelle et de Taret. in: Ann. sc. nat. (3.) Zool. Vol. XIII. 1850.

1851. 14. W. Busch, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger wirbelloser Seethiere. Berlin 1851. (Polygordius, Spionide, Phyllodocide, Telepsavus, Nereïde, Harpochaeta Korschelt.)

15. M. Müller, Über die Entwicklung und Metamorphose der Polynoën. in: Müller's Arch. 1851.

16. Joh. Müller, Über die Jugendzustände einiger Seethiere. in: Monatsberichte Preuß. Akad. Berlin. 1851. (Mitraria.)

1852. *17. G. J. Allman, On a peculiar Annelidan Larva. in: Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. Meet. 22. 1852.

18. A. Krohn, Über Syllis pulligera, eine neue Art. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 18. Vol. I. 1852.

19. M. Müller, Observationes anatomicae de vermibus quibusdam maritimis. Diss. Berol. 1852. (? Harpochaeta Korschelt.)

1854. 20. R. Leuckart, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1848—1853. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 20. Vol. II. 1854.

21. Joh. Müller, Über verschiedene Formen von Seethieren. in: Müller's Arch. 1854. (Mitraria.)

1855. 22. R. Leuckart, Über die Jugendzustände einiger Anneliden. in: Arch. f. Naturgesch. 1855. 1. Theil. (Mesotrocha, Spio, Alciope.)

23. M. Müller, Über die weitere Entwicklung von Mesotrocha sexoculata. in: Müller's Arch. 1855.

24. M. Müller, Über Sacconereis Helgolandica. in: Müller's Arch. 1855. (p. 17, Anm.: Kurze Beschreibung einer Phyllodoce-Larve.)

1856. 25. M. Schultze, Über die Entwicklung von Arenicola piscatorum, nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Kiemenwürmer. Halle 1856.

1857. 26. J. P. van Beneden, Histoire naturelle du genre Capitelle de Blainville. in: Bull. Ac. R. Belg. Ser. 2. Vol. III. 1857.

1858. 27. R. Leuckart u. A. Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere. in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1858. (Spionidenlarve.)

1860. 28. E. Claparède, Beiträge zur Fauna der schottischen Küste. in: Diese Zeitschr. Bd. X. 1860. (Mitraria.)

1861. *29. E. Claparède, Sur une nouvelle larve d'Annélide Chétopode. in: Mém. Soc. phys. et hist. nat. Genève. Vol. XVI. 1861.

30. F. Müller, Cunina Köllikeri n. sp. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 27. Bd. I. 1861. (p. 46, Anm.: Terebella annulicornis.)

1863. 31. A. Pagenstecher, Entwicklungsgeschichte und Brutpflege von Spirorbis spirillum. in: Diese Zeitschr. Bd. XII. 1863.

32. E. Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig 1863. (Nerine [»Leucodore ciliata«], Spionide, Magelona, Polynoë, Odontosyllis, Terebella conchilega.)

1866. 33. A. Agassiz, On the young stages of a few Annelids. in: Ann. Lyc. Nat. Hist. New York. Vol. VIII. 1866. (Polygordius sp., Spirorbis spirillum, Polydora, Nerine, Phyllodoce maculata, unbekannte Larve.)

1867. 34. E. Claparède u. P. Panceri, Nota sopra un Alciopide parasito della Cydippe densa. in: Mem. Soc. Ital. Sc. Nat. Vol. III. Milano 1867.

35. A. Krohn u. A. Schneider, Über Annelidlarven mit porösen Hüllen. in: Müller's Arch. 1867. (Eunicidenlarve.)

1868. 36. P. Panceri, Altre larva di Alciopide (Rhynchonerella). in: Rendic. R. Accad. Napoli. 1868.

37. A. Schneider, Über Bau und Entwicklung von Polygordius. in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1868.

1869. 38. R. Buchholz, Zur Entwicklungsgeschichte von Alciope. in: Diese Zeitschr. 1869.

1869. 39. Claparède u. E. Metschnikoff. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Polychäten. in: Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869. (Spio fuliginosus. Nerine cirratulus. Polydora. Telepsavus. Phyllochaetopterus. Lumbriconereis. Ophryotrocha. Nephthys. Phyllodoce. Terebella Meckelii u. a.)

40. W. C. M'Intosh. On the early stages in the Development of Phyllodoce maculata. in: Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. 4. Vol. IV. 1869.

41. A. Schneider. Zur Entwicklungsgeschichte und systematischen Stellung der Bryozoen u. Gephyreen. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. (Mitraria.)

1870. *42. A. Kowalevsky. Entwicklungsweise der Eier von Sternaspis. in: Schriften Naturf. Ges. Kiew. 1870.

1871. 43. E. Metschnikoff. Über die Metamorphose einiger Seethiere. in: Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871. (Mitraria.)

44. R. v. Willemoes-Suhm. Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere. in: Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871. (Eteone pusilla. Terebella zostericola. Terebellides Stroemii. Spirorbis nautiloides. Nereis. Polydora.)

1873. *45. Bobretzky. Mittheilungen über Centrocorone taurica. Pholoë ocellata. Pectinaria sp. in: Verh. Ges. d. Naturf. Kiew. Vol. VIII. 1873.

1875. 46. E. Ehlers. Beiträge zur Kenntnis der Vertikalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. Schreiben von Claparède. in: Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875. (Die »unbekannte Rückenkiemerlarve« zu einer neuen Art Poecilochaetus fulgoris gestellt.)

1876. 47. A. Giard. Note sur l'embryologie de la Salmacina Dysteri. in: Compt. rend. Vol. LXXXII. 1876.

48. A. Giard. Note sur le développement de Salmacina Dysteri. in: Compt. rend. Vol. LXXXII. 1876.

1878. 49. B. Hatschek. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. in: Arb. Zool. Inst. Wien. Vol. I. 1878. (Polygordius.)

50. M. Stossich. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. in: Sitzb. K. Akad. Wiss. 1. Abth. Bd. LXXVII. 1878. (Eupomatus.)

1879. 51. R. Greeff. Über pelagische Anneliden von der Küste der kanarischen Inseln. in: Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.

1880. 52. A. Giard. Sur les affinités du Genre Polygordius avec les Annélides. de la famille des Opheliidae. in: Compt. rend. Paris. Vol. XCI. 1880.

53. P. Langerhans. Die Wurmfauna von Madeira. III. in: Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880. (Polygordius Schneideri n. sp.)

54. E. B. Wilson. Preliminary Abstract of Observations upon the Early Stages of some Polychaetous Annelides. in: Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880. (Clymenella torquata. Arenicola cristata. Diopatra cuprea. Chaetopterus pergamentaceus. Spiochaetopterus oculatus.)

1881. 55. R. Horst. Bijdrage tot de Kennis der Anneliden van onze Kuste. in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. Deel 5. 1881. (Arenicola piscatorum.)

56. R. Horst. Over bevruchting en entwikkeling van Hermella alveolata Miln. Edw. in: Versl. en Med. Kon. Ak. Wet. (2.) Vol. XVI. 1881.

57. R. Horst. On the fecondation and development of Hermella. in: Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. X. 1881.

1881. 58. W. Repiachoff, Zur Entwicklungsgeschichte des Polygordius flavocapitatus Ulj. und Saccocirrus papillocerus Bobr. in: Zool. Anz. 4. Jahrg. 1881.

*59. A. E. Verrill, New England Annelida. Part I. in: Trans. Connecticut Ac. Vol. IV. 1881. (Spiochaetopterus.)

1882. 60. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882. (Nereis Dumerilii, Spirorbis nautiloides.)

61. E. Metschnikoff, Vergleichend-embryologische Studien. Über die Gastrula einiger Metazoen. in: Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1882. (Polygordius.)

62. M. Rietsch, Étude sur le Sternaspis scutata. in: Ann. sc. nat. Sér. 6. Zool. Vol. XIII. 1882.

63. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Première partie (I. Psygmobranchus protensus). in: Arch. Biol. Vol. III. 1882.

64. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Deuxiéme partie (II. Nereis cultrifera). in: Arch. Biol. Vol. III. 1882.

65. F. Vejdovský, Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis. in: Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Klasse. Bd. XLIII. 1882.

66. E. B. Wilson, Observations on the early developmental stages of some Polychaetous Annelids. in: Studies Biol. Labor. John Hopk. Univ. Baltim. Vol. II. 1882. (Siehe Nr. 54.)

1883. 67. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Trois. partie (1. Pileolaria. 2. Aricia foetida. 2. Terebella Meckelii). in: Arch. Biol. T. IV. 1883.

1884. 68. H. W. Conn. Note from the Chesapeake Zoological Laboratory. Development of Serpula. in: Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.

69. R. v. Drasche. Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. 1. Heft. Entwicklung von Pomatoceros triqueter L. Wien 1884.

1885. 70. R. v. Drasche. Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. 2. Heft. Entwicklung von Sabellaria spinulosa Lkt., Hermione hystrix Sav. und einer Phyllodocide. Wien 1885.

71. B. Hatschek. Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus Philippi (Serpula uncinata). in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1885.

72. J. W. Fewkes, Studies from the Newport Marine Zoölogical Laboratory. 13. On the development of certain worm larvae. in: Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harv. Coll. Cambr. Vol. XI. 1883—1885. (Prionospio tenuis, Spio sp., Aricidea, Telepsavus, Phyllochaetopterus, Nephthys, Lepidonotus squamatus, Harmothoë, Polygordius, Capitella, Lumbriconereis, Nereis.)

1886. *73. A. Giard, Développement de Magelona. in: Bull. Sc. Dép. Nord. 9. ann. 1886.

74. B. Hatschek, Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius. in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1886.

75. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychäten. in: Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

76. St. Joseph, Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Prem. partie (Syllidiens). in: Ann. sc. nat. Sér. 7. Zool. Vol. I. 1886. (Syllidenlarven.)

1887. 77. J. Fraipont, Le genre Polygordius. in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XIV. 1887.

1888. 78. J. T. Cunningham u. G. A. Ramage, The Polychaeta Sedentaria of the Firth of Forth. in: Trans. R. Soc. Edinb. Vol. XXXIII. Part. 3. (1886—1887) 1888.

79. de Saint Joseph, Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Seconde partie. in: Ann. sc. nat. Sér. 7. Zool. Vol. V. 1888. (Tab. IX, Fig. 95: Eunicidenlarve, Ophryotrocha.)

1890. 80. W. C. M'Intosh, Notes from the St. Andrews Marine Laboratory. 1. Preliminary Note on the Occurrence of the Pelagic Annelids and Chaetognaths in St. Andrews Bay throughout the Year. in: Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. VI. 1890.

1891. 81. E. A. Andrews, Reproductive organs of Diopatra. in: Journ. Morph. Boston. Vol. V. 1891.

82. E. A. Andrews, A commensal Annelid. in: Amer. Nat. Vol. XXV. 1891. (Larven von Polydora.)

83. C. v. Wistinghausen, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychäten. 1. Theil. in: Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891.

1892. 84. E. Ehlers, Zur Kenntnis von Arenicola. in: Nachr. Ges. Wiss. Gött. Nr. 12. 1892.

85. E. B. Wilson, The Cell-Lineage of Nereis. in: Journ. Morph. Vol. VI. 1892.

1893. 86. F. Braem, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis Clprd.-Mecz. in: Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.

87. E. Korschelt, Über Ophryotrocha puerilis Clap.-Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (Harpochaeta cingulata nov. gen., nov. spec.). in: Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.

1894. 88. E. Béraneck, Quelques stades larvaires d'un chétoptère. in: Rev. Suisse. Zool. Vol. II. 1894.

89. V. Häcker, Über die Metamorphose der Polynoïnen. in: Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. IX. 1894.

90. V. Häcker, Die spätere Entwicklung der Polynoë-Larve. in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. Bd. VIII. 1894.

91. W. C. M'Intosh, A Contribution to our knowledge of the Annelida in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVI. 1894. (Spio, Magelona.)

1895. 92. de Saint Joseph, Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Quatr. partie. Appendice. in: Ann. sc. nat. Sér. 7. Vol. XX. 1895. (Polynoïnen-Nectochaeta.)

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Neapler Larven, mit Ausnahme von Fig. 42 (Helgoländer Terebella).

Tafel III.

Fig. 1. Polynoë, Trochophora. *a*, Akrotroch.

Fig. 2. Polynoë, Metatrochophora.

Fig. 3. Eunicide, Übergang aus dem Protrochophora- in das Nectochaetastadium, Dorsalansicht.

Fig. 4. Eunicide, Nectochaeta, Dorsalansicht.

Fig. 5. Nephthys, I. Metatrochophorastadium, Dorsalansicht.

Fig. 6. Syllide, vierreifiges Stadium.

Fig. 7. Syllide, telotroche Metatrochophora.

Fig. 8. Phyllodocide, Trochophora, ausgestreckt.

Fig. 9. Phyllodocide, Metatrochophora, kontrahirt, Dorsalansicht.

Fig. 10. Spio, Metatrochophora, Dorsalansicht. *h*, Hauptzellen der Rückenpigmentflecke.

Fig. 11. Spio, Metatrochophora, Kopfabschnitt von der Dorsalseite. *sb*, Scheitelbüschel; *pr*, Pigmentring um die Mündung der Scheiteldrüse; *ks*, Kopfschild; *po*, präocellares Organ; *cp*, cephaler Pigmentfleck; *ff*, Anlage der Fangfühler; *old*, Oberlippendrüse; *m*, Mund (letztere beiden an der Ventralseite gelegen und durchschimmernd).

Fig. 12. Spio, 28-gliedrig. Zwei Segmente des hinteren Körperabschnittes, von der Ventralseite.

Fig. 13. Nerine, zwölfgliedrig.

Tafel IV.

Fig. 14. Spio, sechs- bis siebengliedrig, Dorsalansicht. *hr*, Rückenpigmentflecke; *rd*, Ruderdrüsen; *ed*, Enddrüsen; *ap*, analer Pigmentfleck.

Fig. 15. Magelona, Endabschnitt. *sl*, Saftlücken in der Epidermis.

Fig. 16. Ophryotrocha, gefärbt. *sk*, Skelettzellen.

Fig. 17—17*a*. Ophryotrocha-Embryo, Abschnitt aus dem Ektoderm. *vk*, Vollkerne; *vk'* und *kk'*, Übergangsformen; *kk*, Kleinkerne.

Fig. 18—18*a*. Ophryotrocha-Larve. Scheitel und Hinterende.

Fig. 19. Nephthys. Horizontalschnitt durch das Stomodäum und die beiden Schlunddivertikel, das linke flach getroffen, das rechte durchschnitten.

Fig. 20. Phyllodocide. Frontalschnitt, hinter dem das Scheitelorgan enthaltenden und vor den das Oberschlundganglion zeigenden Schnitten. *gzb*, »automatische Ganglienzellen« Kleinenberg's; *dzk*, Drüsenzellkerne. Seibert, hom. Imm. 2 mm, Oc. 2.

Fig. 21. Syllide. Seitlicher Tangentialschnitt, den Körperabschnitt zwischen dem III. und IV. (End-) Paratroch enthaltend. Die Leibeshöhle tritt in Form schmaler Spalten zwischen den Septen und den in die Leibeshöhle hereinragenden Drüsenpacketen hervor. Seibert, Obj. 4 mm, Oc. 2.

Fig. 22. Syllide, seitlicher Längsschnitt. *fd*, Fadensekretdrüse, in Entleerung begriffen; *ac*, Anlage eines der beiden Analcirren. Seibert, hom. Imm. 2 mm, Oc. 2.

Fig. 23. Spio. Querschnitt durch den vorderen Theil eines Segmentes. *α*, fingerförmige Drüsenzellen; *β*—*γ*, Übergangsstufen; *δ*, Skelettzelle. Seibert, hom. Imm. 2 mm, Oc. 2.

Fig. 24. Spio, 13-gliedrig. Halbschematische Seitenansicht eines Segmentes. *d*, Ruderdrüsen; *sk*, Skelettzellen; *vw*, und *vw*, obere und untere Wimperzelle des Bauchwimperbogens; *rw*, Rückenwimperbogen.

Fig. 25*a* und 25*b*. Eunicidenlarve, zwei auf einander folgende Schnitte. Der Medianschnitt Fig. 25*a* enthält die Knospe des unpaaren Scheitelcirrus *sc* und des Stomodäum, der folgende Fig. 25*b* das eine Schlunddivertikel *schl.* *sl*, Saftlücken; *sk*, Skelettzellen; *bm*, Bauchmark. Seibert, Obj. 4 mm, Oc. 2.

Tafel V.

Fig. 26. Spio, Frontalschnitt durch die Kopfregion. *sb*, Scheitelbüschel; *sh*, Sinneshaare; *pr*, Pigmentring um die Mündung der Scheiteldrüsenzellen; *δ*, Skelettzellen.

Fig. 27. Spio, etwas tiefer gelegener Frontalschnitt. *pr*, Pigmentring um die Mündung der Scheiteldrüsen; *sl*, Saftlücken; *prt*, Prototroch.

Fig. 28. Spio, Frontalschnitt durch die Scheiteldrüse. *pr*, Pigmentring um die Mündung.

Fig. 29. Spio, Schnitt durch das präocellare Organ und Doppelauge der einen Seite. *pz*, Pigmentzellen; *dz*, »Centralzelle« des präocellaren Organs von wahrscheinlich drüsigem Charakter.

Fig. 30*a* und 30*b*. Spio, zwei auf einander folgende Schnitte durch das präocellare Organ und zweitäußerste Auge der einen Seite. *dz*, »Centralzelle«; *pz*, Drüsenzellen des präocellaren Organs. Die Lage des augenlinsenförmigen Inhaltskörpers des letzteren ist in Fig. 30*a* durch zwei punktirte Kreise angedeutet. In Fig. 30*b* ist dieser Körper selbst getroffen.

Fig. 31. Spio, Schnitt durch einen Doppelaugenfleck. *m*, muskelähnliche Zellstränge am Hinterende des Augenstieles.

Fig. 32. Spio, Schnitt durch die Oberlippendrüse.

Fig. 33. Spio, Schnitt durch einen cephalen Pigmentfleck. *prt*, Prototrochzelle.

Fig. 34. Spio, Anschnitt eines cephalen Pigmentfleckes. Eine der scheibenförmigen Pigmentzellen ist in ihrer ganzen Länge getroffen.

Fig. 35. Spio, Querschnitt durch ein vorderes Segment. *rw*, Rückenwimperbogen; *cz*, Centralzelle (Hauptzelle) einer dorsalen Pigmentzellengruppe; *dz*, Drüsenzelle. Der punktirte Strich giebt die Lage der dorsoventralen Medianebene an.

Fig. 36. Spio, Querschnitt durch ein vorderes Segment. *rw*, Rückenwimperbogen; *k*, Kieme; *cz*, Centralzelle des Rückenpigmentfleckes.

Fig. 37. Spio, Querschnitt durch ein vorderes Segment. *cz*, Centralzelle des Rückenpigmentfleckes; *k*, Kieme; *sl*, Saftlücken.

Fig. 38. Nephthys, Schnitt durch einen Augenfleck. Zweitheiliger Pigmentmantel.

Fig. 39. Phyllodocide, Schnitt durch einen großen Augenfleck. Zweitheiliger Pigmentmantel.

Fig. 40. Phyllodocide, Frontalschnitt durch das Scheitelorgan, vor dem in Fig. 20 abgebildeten Schnitt gelegen. *dz*, centrale Drüsenzelle; *bz*, cilientragende Begleitzellen; *gzb*, »automatische Ganglienzellen«.

Fig. 41. Polynoë, Sagittalschnitt durch das Scheitelorgan (unpaare Wimpergrube). *dz*, Drüsenzellenbatterie; *m*, Muskelfasern; *wz*, Wimperzelle.

Fig. 42. Helgoländer Terebella, Längsschnitt durch die Gehörkapsel. *sk*, Skelettzellen der Epidermis; *gk*, Wandung der Gehörkapsel; *o*, Hörsteinchen; *s*, sackförmiges Organ mit einschichtig epithelialer Wandung (? Segmentalorgan).

Fig. 43. Magelona, Längsschnitt durch den Schlund. Seibert, Obj. 4 mm, Oc. 2.

Beiträge zur Kenntnis des Stieles der Brachiopoden.

Von

Thorsten Ekman.
(Upsala.)

Mit Tafel VI—IX und 6 Figuren im Text.

Einleitung.

Aufgefordert von meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. TYCHO TULLBERG, sammelte ich im Sommer 1892 während eines Aufenthaltes auf der schwedischen zoologischen Meeresstation Kristineberg in Bohuslän Material von *Terebratulina caput serpentis* (L.) ein, um die Bildung der Cuticula am Stiele dieses Brachiopoden zu untersuchen. Wegen anderer Arbeiten, die im Winter 1892—1893 dazwischen kamen, wurde das Material damals nur wenig bearbeitet, allein die ausgeführten Untersuchungen zeigten doch, dass sie fortgesetzt und auch auf andere Formen ausgedehnt werden sollten. Die Histologie der Brachiopoden ist nämlich bis auf die letzte Zeit sehr wenig bekannt gewesen. Erst in den achtziger Jahren wurde sie Gegenstand eingehenderer Untersuchungen, diese haben sich aber selten oder doch nur nebenbei auf den Bau des Stieles selbst erstreckt. Hierzu kam noch, dass ein keineswegs unbeträchtlicher Theil dessen, was über den Stiel geschrieben war, theilweise wegen der Schwierigkeit gut behandeltes Material zu bekommen, mehr oder weniger fehlerhaft ist, und also eine genauere Beschreibung dieses Organs am Platze sein musste.

Im Frühjahr 1893 wurde mir von der Naturwissenschaftlichen Studentengesellschaft zu Upsala das LINNÉ'sche Stipendium für inländische Reisen zugetheilt, wodurch ich die Gelegenheit bekam, während des Monats Juni desselben Jahres in Bohuslän — theils bei Kristineberg, theils bei den Kosterinseln — noch mehr Material einzusammeln und dasselbe in frischem Zustande zu untersuchen

An der letztgenannten Stelle erhielt ich auch *Waldheimia cranium* (Müller).

Der übrige Theil der Arbeit wurde hauptsächlich in den Wintern 1893—94 und 1894—95 im Zoologischen Institute zu Upsala ausgeführt, wo mir dessen Präfekt, Professor TULLBERG, gütigst einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte, wofür ich ihm hier öffentlich meinen besten Dank abstatte. Ebenfalls bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor TULLBERG, zu großer Dankbarkeit verpflichtet für das Interesse, welches er für meine Arbeit stets gezeigt hat, sowie für die vielen guten Rathschläge und Anregungen, welche er mir sowohl hierin als in anderen Beziehungen zu Theil werden ließ. Auch danke ich hier meinem ehemaligen Lehrer, dem Intendanten des Königl. Schwedischen Reichsmuseums zu Stockholm, Herrn Professor Dr. HJALMAR THÉEL für die Zeit, während welcher ich auf der zoologischen Station Kristineberg arbeiten durfte, und für die Hilfe, die er mir bei der Ausrüstung für meinen Aufenthalt bei den Kosterinseln leistete.

Anfänglich war es, wie schon gesagt, meine Absicht, den Brachiopodenstiel nur in Bezug auf die Cuticularbildung zu untersuchen, allein sowohl der enge Zusammenhang, der zwischen den verschiedenen Geweben dieses Organs besteht, wie auch die sehr spärlichen Angaben, die darüber in der Litteratur zu finden sind, haben mich dazu veranlasst, die Untersuchungen noch weiter zu führen und dieselben den Bau des ganzen Stieles sowie auch andere mit ihm in nahem Zusammenhang stehende Verhältnisse umfassen zu lassen.

Diejenigen Formen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, sind folgende: *Terebratulina caput serpentis* (L.), *Waldheimia cranium* (Müller), *Rhynchonella psittacea* (Chemnitz) und *Cistella cistellula* (S. Wood). Von *Terebratulina* hatte ich ein reichliches und gut konservirtes Material verschiedener Größe, ganze Thiere von 0,5—23 mm Länge. Diese Art ist der in den Schären von Bohuslän am häufigsten vorkommende Brachiopode, und man findet ihn leicht fast überall, z. B. in der Nähe von Kristineberg, bei Skårbergen und Flatholmen, bei den Kosterinseln etc. Auch von *Waldheimia* stand mir ein reichliches Material zur Verfügung — 0,5 bis 30 mm lange Thiere — die Konservirung war aber aus Gründen, die im Folgenden erwähnt werden sollen, zum Theil nicht so vollständig gelungen. Sie ist in Bohuslän nur an wenigen Stellen zu finden, und zwar in großen Tiefen, wie z. B. in der tiefen Meeresrinne nahe an den Kosterinseln. Dort fand ich sie in großer Menge bei Sneholmen an einer steilen Felsenwand, die ungefähr 65 m unter der Meeresfläche anfängt und hinunter bis zu etwa 150 m Tiefe sich erstreckt. Die meisten Exemplare waren am Felsen befestigt und zerrissen beim Lostrennen mittels der Dredge, so dass ganze Stiele oder Theile von solchen festsitzen blieben. Unbeschädigt bekommt man sie doch nicht selten, weil sie oft an einander oder an sonstigen ablösbaren Gegenständen, z. B. an Serpulidenröhren, Ascidien etc. befestigt sind. Auf *Terebratulina* kommt sie selten vor, was offenbar darauf beruht, dass diese so häufig von einer Spongie, *Suberites sulphureus* (Gray), bekleidet ist, auf welcher, wie es scheint, keine anderen sedentären Thiere leben können. Zwei oder drei Exemplare nur fand ich auf Schalen von *Terebratulina*, die von der betreffenden Spongie frei waren. Auf Ascidien, besonders *Polycarpa pomaria* Savigny und auch *Ascidia mentula* O. F. Müller, werden häufig junge Individuen von *Waldheimia* angetroffen, dagegen konnte ich auf ihnen niemals erwachsene Exemplare entdecken; es ist daher wahrscheinlich, dass die Lebensdauer einer Ascidie zu kurz ist, um dieselben zur vollen Größe gelangen zu lassen. Als Beitrag zu den Angaben über die Größe von *Waldheimia* mögen die untenstehenden Ziffern dienen: drei der größten Exemplare von den Kosterinseln hatten folgende Dimensionen:

das erste: Länge 30 mm, Breite 25 mm und Höhe 16 mm
- zweite: - 30 - - 26,5 - - - 15,5 -
- dritte: - 28 - - 22,5 - - - 18 -

und bei einem von Dr. Carl Aurivillius im Gullmarsfjord eingesammelten Exemplare waren die entsprechenden Maße 31 × 26 × 17,5 mm; es ist dies das größte Individuum von *Waldheimia cranium*, das sich im zoologischen Museum der Universität Upsala findet. *Cistella* dürfte in Bohuslän nicht selten sein, z. B. bei Skårbergen im Gullmarsfjord, wenn sie auch wegen ihrer Winzigkeit und geschützten Lebensweise selten wahrgenommen worden ist. Sie lebt in größeren Tiefen und wenigstens oft mit Serpuliden zusammen, an deren Kalkröhren sie dann mittelbar oder unmittelbar befestigt ist. Da mir keine Angabe über folgendes Verhältnis bekannt ist, will ich hier erwähnen, dass die Larve von *Cistella* ihre Entwicklung sehr weit gebracht hat, bevor sie ihre Mutter verlässt. Ich habe nämlich auf Schnittserien von erwachsenen Thieren dreisegmentirte Larven — eine in jedem der zwei Oviducte — mit zurückgeschlagenen Mantellappen gefunden. Die Anzahl der Eier eines jeden Thieres ist auch nicht besonders groß. Von *Cistella* wie auch von *Rhynchonella* standen mir nur einige wenige Exemplare zur Verfügung; die der letzteren Form stammten aus Norwegen; in Bohuslän ist dieselbe bis jetzt nicht gefunden. Beide Formen waren nur in Alkohol konservirt und also nicht für feinere histologische Untersuchungen geeignet; dagegen waren sie in anatomischer Hinsicht völlig verwendbar und sehr interessant.

Während meines Aufenthaltes in Bohuslän im Monat Juni 1893 versuchte ich, noch schwimmende Brachiopodenlarven zu bekommen, um die erste Anlage und Entwicklung des Stieles zu untersuchen; sei es, dass es nicht die rechte Jahreszeit war oder dass es mir nicht gelang, einen geeigneten Platz oder die richtige Tiefe zu finden, ich konnte keine einzige Larve antreffen.

Von all den verschiedenen von mir benutzten Fixirungsflüssigkeiten lieferte die FLEMMING'sche Lösung die besten Resultate. Auch Osmiumsäure, 0,5—2%, erwies sich als sehr vortheilhaft, sowie mitunter für verschiedene Zwecke absoluter Alkohol, Pikrinsalpetersäure, PERÉNYI'sche Lösung, Chromsäure und allmählich verstärkter Alkohol (15—25—50—70—94%). Fixirungsflüssigkeiten, welche einen plötzlichen Übergang von Wasser oder stark wasserhaltigen Lösungen zu stärkerem Alkohol erfordern, bewirken häufig eine Schrumpfung, die, wenn auch einige Elemente sich gut erhalten können, sehr leicht verhängnisvoll werden kann, indem die inneren Gewebe sich zusammenziehen, wobei die Chitinhülle unter Faltenbildung der Länge nach mitfolgt und das Innere noch mehr zusammengepresst wird, so dass beide Gewebe beschädigt werden. Es ist dies besonders bei dem Stiele von *Waldheimia* und jüngeren Haftfädchen von *Terebratulina* der Fall; der Stiel letzterer ist weit widerstandsfähiger.

Alle für die histologischen Untersuchungen zur Verwendung gelangten Schnitte wurden mit freier Hand hergestellt. Als Einklemmungsmittel diente in Alkohol erhärtete Schweineleber, wobei es sich als vortheilhaft herausstellte, wenn diese nicht allzu stark erhärtet war. Selbst von so kleinen Gegenständen wie Fädchenspitzen von *Terebratulina* konnte ich auf diese Weise nach einiger Übung gute Längsschnitte anfertigen. Nur wenn Schnittserien nöthig waren oder es sich darum handelte, die Gewebekomplexe in ihrer natürlichen Lage zu erhalten, bediente ich mich der Paraffineinbettung — wobei Chloroform als Lösungsmittel sich als für die Gewebe am meisten schonend zeigte — und des Mikrotomes; Paraffineinbettung, auch die peinlichst vorsichtige und sorgfältige, beschädigt nämlich oft das Bindegewebe in hohem Grade. Auch Celloidin verwendete ich zum Einbettungsmittel; es schadet freilich den Geweben nicht, aber einerseits hält es schwer, eine gute Nachfärbung der in Celloidin eingebetteten Gegenstände ohne ein vollständiges Entfernen desselben zu erhalten, und andererseits ist es auch nicht leicht, die Schnitte dünn genug zu bekommen. Um über die Anatomie klar zu werden, empfiehlt es sich indessen, eine vorhergehende Färbung mit z. B. Boraxkarmin zu unternehmen, in Celloidin einzubetten und dann eine Serie ziemlich dicker Schnitte zu schneiden. Die Entkalkung in Celloidin eingebetteter und von diesem auf der einen Seite gereinigter Thiere, wie es Blochmann (5, p. 21) empfiehlt, um die Schale und den Mantel möglichst unversehrt und zusammenhängend zu bekommen und sämmtliche Schichten beizubehalten, erwies sich als ein sehr gutes Verfahren.

Von den Farbstoffen habe ich außer der soeben erwähnten Boraxkarminmethode fast ausschließlich und zwar mit gutem Erfolge Hämatoxylin (meist nach Böhmer) und Eosin benutzt. Von letzterem benutzte ich eine starke Lösung in Wasser, die nicht allzu kurze Zeit wirken darf, wonach die Präparate mit 50 %igem Alkohol entfärbt werden, was wohl zu beachten ist, da das Eosin, in dieser Weise angewendet, für gewisse Gewebe eine sehr starke Reaktion giebt. Auch ist zu bemerken, dass die sonst so ausgezeichnete Osmium- oder Chromosmiumessigsäure-Fixirung häufig die Färbungsreaktionen verschlechtert, wie es auch Paraffineinbettung thut.

So oft es sich um die feineren Strukturen der Gewebe handelte, untersuchte ich stets die Schnitte in mit Wasser verdünntem Glycerin, weil Kanadabalsam und andere Harze so stark aufhellen, dass ein großer Theil der Details verschwindet.

Außer der Schnittmethode habe ich in recht großem Umfang das Seciren sowohl an frischem als an fixirtem Material benutzt und die Löslichkeit des Chitins in Säuren und in Alkalien untersucht.

Bevor ich dazu schreite, einen geschichtlichen Rückblick auf den vorliegenden Gegenstand zu liefern, werde ich hier eine orientirende Übersicht der betreffenden Organe (Taf. VI, Fig. 1) geben.

Von einem sehr frühen Stadium ihres Lebens an sind die allermeisten recenten Brachiopoden an einem und demselben Platze befestigt und bei der großen Mehrzahl derselben befestigen sich die Thiere mittels des sogenannten Stieles (= »pedicle«, »pédoncule«,

»pedunculus«, »Fuß« etc. der resp. Verfasser). Genetisch ist dieser ein eigens zu diesem Zwecke differenzirter Theil der Körperwand, deren drei Gewebsschichten: ein Epithel, das nach außen eine schützende Hülle erzeugt, eine Bindegewebsschicht und ein Endothel, er auch wiederholt. Morphologisch ist er bei den Testicardiniern ein kurzer, massiver Cylinder, der nach hinten durch ein Loch oder einen Einschnitt der ventralen Schale hervorragt. Das basale (= proximale) Ende des Stieles geht unmittelbar in die übrige Körperwand über und ist zugleich an derselben mittels Muskeln befestigt, durch welche die Bewegungen des Thieres gegen den Stiel als Unterlage vermittelt werden. Im Allgemeinen ist der Stiel tief eingesetzt innerhalb des Niveaus der Körperwand, so dass er wie von einem Sack, der »Kapsel«, umgeben wird. Bei mehreren Brachiopoden ist er an seiner Spitze (= dem distalen Ende) mit längeren oder kürzeren Fortsätzen versehen, die in letzter Hand das Thier an der Unterlage befestigen (Taf. VI, Fig. 1—11 *fd*). Wahrscheinlich finden sich solche bei der großen Mehrzahl, da aber Angaben darüber in der Litteratur fast immer fehlen, so kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob dies stets der Fall ist. Nach der Angabe OEHLERT's (**22**, p. 1213) herrscht dieses Verhältnis durchgängig. Jedenfalls sind solche mehr oder weniger gut entwickelte Fortsätze oder Papillen bei all denjenigen Testicardiniern, die ich selbst habe untersuchen können, vorhanden. Die zu äußerst am Stiele befindliche Schütz- oder Stützschicht, die im Gegensatze zur Schale nicht kalkhaltig ist, ist eine wahre Cuticula. Das Endothel bekleidet nur die Basis des bei den Testicardiniern massiven Stieles.

Geschichtlicher Rückblick[1].

1858. Abgesehen von einigen wenigen Arbeiten älterer Verfasser, wie OWEN (**24**)[2], GRATIOLET (**12**) u. A. ist **Hancock** (**13**) der Erste, der eine einigermaßen ausführliche Beschreibung des Stieles eines testicardinen Brachiopoden liefert. Als Untersuchungsobjekte dienten ihm: *Waldheimia australis*, *W. cranium*, *Terebratulina caput serpentis* und *Rhynchonella psittacea*. Seine Angaben über die Struktur des Stieles sind jedoch nur wenige und überdies zum Theil unrichtig, was sich durch die unvollkommenen Hilfsmittel jener Zeit leicht erklärt. Den Stiel — dies gilt speciell von *W. australis* — beschreibt er als »a dense muscular or semi-cartilaginous mass«; der hervorragende Theil ist »protected by a thick, hornlike covering of a brownish colour«; das Basalende ist angeschwollen und das freie äußere Ende mit Haftpapillen besetzt. Ferner ist der Stiel mit seiner Basis im Grunde einer durch Invagination entstandenen Kapsel befestigt, die von sämmtlichen Stielmuskeln durchbohrt wird. Die nunmehr gebräuchliche Nomenklatur für die Muskeln der Brachiopoden ist von HANCOCK eingeführt und die unmittelbar zum Stiel gehörenden Muskeln sind nach ihm:

---

[1] Hier wird nur solches aufgenommen, was für das Lesen dieser Arbeit wichtig zu kennen ist, während das der Abhandlung angehängte Litteraturverzeichnis vollständige Namen etc. sowohl zu den im geschichtlichen Theil erwähnten Arbeiten, wie auch — zu Diensten derer, die diesen Gegenstand oder einen nahestehenden etwa behandeln werden — zu einer etwas weiteren Sphäre.

[2] In dieser Weise bezeichnete Ziffern beziehen sich auf dieselben Nummern des Litteraturverzeichnisses.

Musculi adjuvatores ventrales,
Musculi adjuvatores dorsales
und Musculus peduncularis[1].

Dazu kommen noch

Musculi divaricatores und
Musculi divaricatores accessorii, die zwar hauptsächlich Schalenmuskeln sind, die aber, weil theilweise an der Kapsel befestigt, auf den Stiel mittelbar einwirken, sowie schließlich der Schalenschließmuskel, Musculus occlusor. Über die Funktionen aller dieser Muskeln liefert er einen eingehenden Bericht.

1871 publicirte **Morse** (**18**) einige Beobachtungen über frühere Stadien von *Terebratulina septentrionalis* Couthouy. Er fand die Jungen an Steinen oder an der Schale — gewöhnlich nahe dem Stiel — älterer Individuen befestigt, jedoch nicht so sicher befestigt wie ältere, deren Stiel häufig dem Thiere bei dessen Lostrennen von der Unterlage ausgerissen wird. Ferner beschreibt er ein »*Lingula*-ähnliches« Stadium, in welchem der Stiel länger ist als die auffallend abgeplattete Schale. Das ganze Thier scheint dann nach seiner Zeichnung (Pl. II, Fig. 56) ungefähr 0,5—0,6 mm lang zu sein. In diesem Stadium soll der Stiel deutliche Wände »apparently enclosing a clear interspace« haben und dessen Ende zu einer birnförmigen Anheftungsfläche angeschwollen sein.

1873 beschrieben **Morse** (**19**) und **Kowalevsky** (**16**) die Entwicklung einiger Brachiopodenlarven. Nach Beiden theilt sich die Larve in drei Segmente, von denen das hinterste eine Substanz ausscheidet, welche die Larve an dem Substrat befestigt. Nachher wird dieses Segment zum Stiele des Thieres umgebildet.

1882 veröffentlichte **Tullberg** (**28**) eine Arbeit, in der er nachweist, dass der Panzer des Hummers derart entsteht, »dass die äußeren Theile der Zellen allmählich in Schalensubstanz verwandelt werden«. Auch an den Muskelnarben bei einigen Lamellibranchiern und bei *Buccinum* bildet sich eine Substanz, deren Entstehungsweise der des Hummerpanzers vergleichbar ist, d. h. sie kommt dadurch zu Stande, dass die äußeren Theile der Matrixzellen »allmählich in Schalensubstanz umgewandelt werden«. Schließlich wirft TULLBERG die Vermuthung auf, alles Chitin werde in der Hauptsache auf dieselbe Weise wie der Hummerpanzer gebildet und, wie wir weiter unten sehen werden, ist dies denn auch in der That mit den ursprünglicheren Chitinbildungen am Brachiopodenstiel der Fall.

1883. Der Erste, der den Brachiopodenstiel in histologischer Beziehung untersucht hat, ist **van Bemmelen** (**1**). Indessen hat er, wie BLOCHMANN, der seine Präparate gesehen hat, bemerkt (5, p. 4), kein genügendes Material gehabt, wesshalb er auch in einigen Fällen zu unrichtigen Resultaten gelangt ist. Seine Untersuchungsobjekte waren: *Waldheimia cranium, Terebratulina caput serpentis, Terebratula vitrea* und *Rhynchonella psittacea*. Die Cuticula ist dick, homogen, koncentrisch geschichtet und entbehrt der Querkanälchen. Ihre äußere Schicht zeichnet er ab, erwähnt ihrer aber nicht. Das Epithel besteht aus langgestreckten Zellen mit schwer nachweisbaren Kernen. Die Hauptmasse des Stieles besteht aus einer homogenen Grundsubstanz, die in den Maschen zwischen den Bindegewebszellen liegt. Diese Zellen beschreibt und bildet er als sternförmig ab. Ihre Ausläufer berühren sich gegenseitig, ohne zu verschmelzen. In der Mitte des Stieles enthält das Bindegewebe parallele Längsfasern. VAN BEMMELEN wirft die Vermuthung auf, dass das Dickenwachsthum der Stützsubstanz (d. h. die Zwischensubstanz des Bindegewebes) durch Apposition vom Epithel vor sich gehe, dessen Zellen, wie er gesehen zu haben glaubt, sich nach innen gegen das Bindegewebe abscheiden, und er nimmt an, dass sie in Bindegewebszellen übergehen. Diejenigen Elemente, welche ich als die »Bläschenhäufchen« bezeichnen werde, hat VAN BEMMELEN beobachtet, er wagt aber keine Vermuthung betreffs ihrer Funktion auszusprechen. Bei einer Form (*T. vitrea*) hatten sie das Aussehen großer Blasen, mit einem körnigen Protoplasma erfüllt und häufig ein kernähnliches Gebilde enthaltend, wesshalb er geneigt gewesen wäre, sie für Zellen zu halten, falls sie nicht bei einer anderen Form (*W. cranium*) »mit stark lichtbrechenden, sich intensiv färbenden Körnern« erfüllt gewesen wären. Weiter erwähnt er von den Stielfortsätzen, dass sie Haftorgane sind und aus denselben Schichten bestehen wie der Stiel selbst, von dem sie Ausstülpungen sind. Die Cuticula dieser Papillen ist gelb und glänzend, »was wahrscheinlich auf eine im Leben klebrige Beschaffenheit schließen lässt« (l. c. p. 120).

---

[1] Wie im Folgenden nachgewiesen werden soll, ist das Gebilde, welches diesen Namen erhalten hat, kein Muskel.

1883. **Shipley** (27) beschreibt den Stiel von *Argiope neapolitana* und *A. cuneata* als bestehend aus der bei *Argiope* übrigens »gewöhnlichen« homogenen Stützsubstanz, die von der Epidermis und der Cuticula überkleidet ist. Derselbe ist in der Spitze in Haftpapillen ausgezogen. Die Stützsubstanz enthält drei Elemente: eine Anzahl ästiger, körniger, mit Kernen versehener Zellen, deren Äste ein Netzwerk bilden, in dem die Stützsubstanz liegt; 2) zahlreiche, centrale Fasern, deren äußere Enden frei und häufig geschrumpft sind, als wenn sich der Stiel verkürzt hätte, sowie 3) Körperchen[1], die dem Anschein nach mit runden, etwas an Blutkörperchen erinnernden Zellen erfüllt sind und die in der Peripherie des Stieles am zahlreichsten vorkommen. Der Verfasser stellt die Möglichkeit auf, dass sie mit der Sekretabsonderung, die das Thier an der Unterlage befestigt, im Zusammenhang stehen. Dass die Musculi adjuvatores den Stiel umdrehen könnten, wie es HANCOCK (13, p. 798) angiebt, hält SHIPLEY nicht für wahrscheinlich, wenigstens was *Argiope* betrifft. Er glaubt vielmehr, dass es die Hauptfunktion dieser Muskeln ist, das Thier am Stiel zu heben und zu senken, und seine Zeichnung (Taf. XXXIX, Fig. 12) deutet auch auf ein solches Verhältnis hin. Ob diese Zeichnung korrekt ist, dürfte jedoch bei einem Vergleich mit SCHULGIN's (26, Taf. IX, Fig. 15—19) und meinen Zeichnungen (Taf. IX, Fig. 136) in Frage gestellt werden können.

1885. **Schulgin** (26) hat *Argiope decollata* Deslong., *A. globuliformis* Schulgin, *A. cuneata* Risso, *A. Barroisi* Schulgin und *A. Kowalevskii* Schulgin untersucht. Nach SCHULGIN besteht der Stiel aus einer mit einer Epidermis bekleideten axialen Masse, deren äußere Schichten homogen und cuticulaähnlich sind und in deren Inneren mehr oder weniger zahlreiche, sternförmige Bindegewebszellen eingemengt vorkommen; an der Außenseite der Epidermis findet sich eine dicke echte Cuticula. Ferner macht der Verfasser darauf aufmerksam, dass eine Korrelation zwischen der Dicke (d. h. der Schwere) der Schalen einerseits und der Höhe und Stärke des Stieles andererseits besteht. So haben *A. decollata* und *A. cuneata* dicke, breite und schwere Schalen und einen kurzen, kaum aus der Schale heraustretenden Stiel, so dass das Thier auf der Unterlage dicht aufsitzt und fast unbeweglich ist. Die Schale von *A. Kowalevskii* dagegen ist dünn und leicht, während ihr Stiel hoch und dünn ist, und auf diesem bewegt sich das Thier leicht in dorsoventraler Richtung. Eben so bemerkt er, dass die Ursache, wesshalb die ventralen Muskeln größer als die dorsalen sind, darin liegt, dass die ventrale Schale schwerer ist als die dorsale. Was die Muskulatur im Übrigen betrifft, hat der Verfasser einen neuen Muskel, den Divaricator dorsalis beschrieben, der, an der ventralen Schale entspringend, sich an der dorsalen befestigen soll. Er liegt angeblich von allen Muskeln am weitesten nach außen (26, Taf. IX, Fig. 15 u. 19). HANCOCK's Musculus divaricator wird von ihm Divaricator ventralis genannt, während er den Divaricator accessorius gar nicht erwähnt.

---

[1] Auch diese mit meinem »Bläschenhäufchen« identisch.

1887. **Joubin** (**14**) ist der Einzige, der speciell den Stiel eines Brachiopoden behandelt hat, nämlich den der *Terebratulina caput serpentis*. Er hat jedoch, scheint es mir, dieses sowohl, was den Text als die Figuren betrifft, in einer so unbefriedigenden Weise gethan, dass es unnütz wäre, seine Arbeit eingehender zu referiren, weil die meisten seiner Angaben entweder mit denen früherer Verfasser übereinstimmen oder unrichtig sind. So z. B. beschreibt er den Stiel als einen geschlossenen, konischen Schlauch mit einer gerundeten Knospe in dem inneren Ende, die mit einer Seite an der Hinterwand des Mantels haftet! Richtig sind indessen seine Angaben, dass die Zellenreihen des Stielbindegewebes ein zusammenhängendes Tubensystem bilden, und dass die Chitinsubstanz auch der Fädchen wie die des Stieles im Übrigen koncentrisch geschichtet ist. Gleichfalls dürften seine Angaben über den Zusammenhang zwischen den Bindegewebszellen des Stieles und dem Endothel der Körperhöhle nicht unbegründet sein.

1892 (**5**). In einer sehr schönen Arbeit behandelt **Blochmann** hier monographisch *Crania anomala* O. F. Müller. Er verspricht, späterhin mit anderen Brachiopoden fortzufahren. Er hat bereits Untersuchungen an *Waldheimia cranium*, *Terebratulina caput serpentis* u. A. gemacht. Die vorliegende Arbeit fällt jedoch nicht in den Rahmen meines Gegenstandes, nur eins, was er beiläufig erwähnt, muss ich hier aufnehmen. Er will nämlich feststellen (p. 28), dass die mit Körnchen erfüllten Körper, die VAN BEMMELEN (**1**) aus dem Mantel und dem Stiel von *T. vitrea* und *W. cranium* beschrieben hat, thatsächlich Zellen seien, »welche ganz vollgepfropft mit den Sekretkörperchen sind, welche bei *Crania* nur spärlich vorkommen«. Wie es sich hiermit in der That verhält, werde ich im Folgenden nachweisen.

Ich gehe nun zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen über, und da der Schwerpunkt auf *Terebratulina* ruht, theils weil sie in Bezug auf den Stiel am höchsten entwickelt ist, theils weil das von ihr zu Gebot stehende Material am besten konservirt und am reichlichsten war, so beginne ich mit dieser Form.

Terebratulina caput serpentis (L.).

(Tafel VI, VII und VIII, Fig. 79—83 und 85—108.)

Allgemeine Organisation des Stielapparates.

Der Stiel ist bei dieser Form ein heller, weißer bis gelblicher, gegen die Spitze gelbbrauner oder mitunter brauner, massiver Cylinder, der an der Basis — besonders an der ventralen Seite — erweitert ist und also dort eine knopfähnliche Anschwellung bildet, welche distalwärts gleichmäßig am Stiel ausläuft, gegen die Basis aber stark abgesetzt ist (Taf. VI, Fig. 1—8). Diese Anschwellung — der Stielbulbus oder Bulbus — kann bei verschiedenen Individuen recht verschieden entwickelt sein. An den Ursprungsstellen der Musc. adjuvat. dorsales ist der Bulbus der Quere nach mehr oder weniger gefaltet (Taf. VI, Fig. 13). Von dem Bulbus an ist der Stiel gleich dick oder erweitert sich allmählich etwas gegen die Spitze hin, die mit einem Bündel von Fortsätzen, den Haftfädchen oder einfach Fädchen, versehen ist (Taf. VI, Fig. 1—8). Ein ordinärer Stiel, zu einer 2 bis 2,5 cm langen Schale gehörend, ist etwa 5 mm lang und 1,5 bis 2 mm im Durchmesser.

Wie bereits oben erwähnt, stellt der Stiel eigentlich einen Theil der Körperwand dar. Er ist aber nach innen der Körperhöhle zu eingesenkt worden, und also ist, dadurch dass die Verbindung zwischen ihm und dem übrigen Theil der Körperwand nicht abgebrochen worden, ein vollständiger Sack — die Kapsel — entstanden (Taf. VI, Fig. 1 *kps*), dessen einwärts dem Thiere zugewandter Theil (= das Äußere der Kapsel) von dem Endothel bekleidet ist. Die Innenseite der Kapsel ist mit ektodermalem Epithel bedeckt, das sich sammt seiner Cuticula auf den Stiel fortsetzt. Obgleich die Stielcuticula, so viel ich weiß, keiner chemischen Analyse unterworfen worden ist und ihre Zusammensetzung folglich nicht bekannt sein dürfte, glaube ich mich doch berechtigt, ihr den Namen Chitincuticula zu geben, theils weil ein so nahestehendes Organ wie die Schale von *Lingula* Chitin enthält (Schmiedeberg, 25) und theils weil so viele dem Anscheine nach ähnliche Gebilde innerhalb verschiedener Thiergruppen als chitinös gelten. Diese Bekleidung der Kapsel ist indessen an der Dorsalseite am stärksten entwickelt und auch dort, wie ringsum, stärker an der Mündung der Kapsel, wodurch um diese ein an der Ventralseite schmälerer und dünnerer Chitinring entstanden ist (Taf. VI, Fig. 1 *rg*). Im Zusammenhang mit der reichlicheren Chitinentwicklung auf der Rückenseite ist das dortige Epithel am Kapselrande gefaltet und das Bindegewebe etwas mächtiger. Also dürfte durch die Vergrößerung der Bildungsfläche und durch die Erleichterung der durch das Bindegewebe stattfindenden Nahrungszufuhr eine größere Menge Cuticularsubstanz sich schneller absetzen können. Die übrigen Theile der Kapsel — die ventralen und die lateralen Seiten — sind dünner, dafür aber gegen äußere Gewalt dadurch geschützt, dass die Mündung dem Stiele so dicht anliegt, dass kaum irgend ein bedeutender Gegenstand dazwischen kommen kann.

Der ganze Stielapparat ist der ventralen Schale genähert, indem theils diese mit einem Einschnitt für den Stiel versehen ist, theils die Kapsel durch eine mediane Zusammenschmelzung ihres ventrobasalen Theiles und der ventralen Körperwand an dieser Schale befestigt und durch diese gestützt worden ist. Diese Zusammenschmelzung nenne ich das Kapselband (Taf. VI, Fig. 1 *kpsbd*). An der Rückenseite geht ein unbedeutender Theil des Stielbindegewebes in die Kapsel über und biegt sich dabei in einen sehr spitzen Winkel zurück (Taf. VI, Fig. 1, nahe bei *c*), so dass die Kapselwand dort dem Stiele dicht anliegt und dessen Basis also den dorsalen Theil des Kapselgrundes ausmacht. An der Bauchseite geht ein größerer Theil des Stieles in die Kapselwand über, aber der große Bulbus hindert diese, sich so plötzlich zu biegen, was zur Folge hat, dass der Grund der Kapsel erheblich weiter wird als ihre Mündung. Das Stielbindegewebe geht zum größeren Theile in den medialen Theil des Kapselgrundes über und in der ventralen Fortsetzung des letzteren liegt das Kapselband. Diese beiden Bindegewebspartien bilden zusammen was HANCOCK den Musculus peduncularis nennt. Der helle, querstehende Flecken an der ventralen Schale, den er (**13**, p. 797) als von diesem Muskel hervorgerufen beschreibt, ist freilich vorhanden, obgleich er in der That gerade durch die am Übergange des Kapselbandes in die Körperwand entstandene dickere und in Folge ihrer Undurchsichtigkeit weiße Bindegewebsmasse verursacht wird, was leicht zu erkennen ist, wenn man ein entkalktes Individuum in der Medianebene durchschneidet. Ähnlich verhält es sich bei *Waldheimia* (vgl. **13**, Pl. LVII, Fig. 3 *h*).

Der hinterste Theil der ventralen Schale einschließlich der weichen Theile und die Verbindung mit der Kapsel ist ein ziemlich komplicirtes und bei verschiedenen Arten sehr verschiedenes Gebilde.

Die entsprechenden dorsalen Theile sind im Großen und Ganzen ziemlich einfach und bei verschiedenen Formen weniger verschieden, wesshalb ich für dieselben nur auf meine Zeichnungen verweise. Dass die Bauchschale so viel größere Veränderungen als die dorsale erfahren hat, rührt zum Theil daher, dass erstere im Gegensatze zu letzterer einer größeren oder geringeren Abnutzung des Hinterendes[1] durch Reibung gegen die Unterlage ausgesetzt ist und, um dieser Abnutzung entgegenwirken zu können, sich bei verschiedenen Formen verschiedenartig entwickelt hat. In Fig. 1, Taf. VI sieht man einen fast medianen Längsschnitt durch diese Partie von *Terebratulina*. In der Mitte liegt ein Theil der Körperhöhle (*kph*), die zu beiden Seiten des Kapselbandes (*kpsbd*) mit dem übrigen Theile in Verbindung steht und von dem mit einem Epithel bekleideten Bindegewebe begrenzt wird[2], dessen in der Figur linker Theil die Kapselwand (*kpsw*), der rechte die Körperwand (*kpw*) selbst bildet. Das Bindegewebe reicht indessen nicht weiter nach hinten als ungefähr an die Mitte des Ringes. Der Hinterrand (*a*) dieses Gewebes bildet eine ziemlich breite Fläche, welche fast winkelrecht gegen seine Seiten ist und hinter welcher sich eine ansehnliche Schalenbildung — der Hacken (*hck*) — findet, deren Elemente ungefähr winkelrecht gegen die der übrigen Bauchschale angeordnet sind. Die Schale besteht nämlich abwechselnd aus dünnen Häutchen organischer Substanz und aus Kalkprismen, die im Großen und Ganzen der Mantelfläche parallel liegen. Winkelrecht gegen letztere liegen die Schalen- oder Mantelpapillen (*schp*). Eben so verhält es sich nun auch mit dem Hacken, obwohl er, später als die übrige Schale (siehe bei *b*) gebildet, eine ganz andere Lage einnimmt und von dieser ventralwärts gedeckt wird; seine Mantelpapillen sind wegen der großen Dicke viel länger. Die Mantelpapillen gehen nämlich stets vom Bindegewebe aus durch die Schale fast bis an die Oberfläche, wo sie nur durch eine dünne Substanzschicht bedeckt sind. Bei *e* schiebt sich der ventrale Theil des Vorderrandes des Hackens wie ein Keil zwischen das Bindegewebe und die primäre Schale ein. Nachdem die hinteren Theile letzterer ihr Dickenwachsthum — eine deutliche Grenze desselben ist bei *b* sichtbar — abgeschlossen haben, hat sich eine neue Substanz abgesetzt und so den Hacken gebildet. Die Mantelpapillen des Hackens verlaufen auch bei *e* gerade nach hinten, dort liegen aber die Schalenschichten den Papillen mehr parallel, während sie in dem übrigen Theile des Hackens winkelrecht gegen dieselben sind.

---

[1] Dass der hinterste Theil der dorsalen Schale nicht abgenutzt wird, erklärt sich leicht sowohl aus seiner Lage als daraus, dass die ältesten Theile noch vorhanden sind, was wenigstens bei gewissen Exemplaren auswendig an den Zuwachslinien zu erkennen ist.

[2] Weder die Verbindung noch das Epithel ist auf dieser Figur zu sehen.

Von Muskeln, die dem Stiele entspringen, giebt es nur zwei Paare: die Musculi adjuvatores dorsales und die Musculi adjuvatores ventrales (Taf. VI, Fig. 2—6, *m.a.d* und *m.a.v*). Erstere beginnen mit je einer Sehne einer an jeder Seite des ventro-lateralen Theiles des Stielbulbus und befestigen sich an der Rückenschale. Median von ihren Ausgangspunkten wird der Bulbus mehr oder weniger deformirt in Folge der Faltenbildung bei der Umwandlung des Bindegewebes und seinem Übergange zu den Muskelsehnen (Taf. VI, Fig. 13). Auf ihrem Wege vom Stiele werden sie in einer Strecke fast vollständig von einer Falte der Kapsel umgeben, was leicht zu dem Glauben verleitet, dass sie die Kapsel durchbohren. Dem ist aber nicht so, da die Kapselfalte oralwärts sich nicht um die Sehnen zusammengeschlossen hat. Die eingenommene Lage ist offenbar dadurch entstanden, dass, während der Stiel und die Kapsel sich immer tiefer eingestülpt, die Muskeln eine geradlinige Verbindung mit dem hintersten Theile der Dorsalschale beibehalten haben. Dabei hat natürlich die Kapselwand sich um die Muskeln legen müssen. Das letztere Muskelpaar (*m.a.v*) entspringt dorso-lateral an der Basis des Stieles und zwar ebenfalls mittels Sehnen, die im Stielbindegewebe ihren Ursprung nehmen, und befestigt sich an der Bauchschale. Allein während das erste Paar fast winkelrecht gegen die Längsachse des Stieles verläuft und seine Muskelfasern hauptsächlich an den distalen Enden der Sehnen haften und also in der Richtung letzterer wirken, gehen beide Sehnen der Musculi adjuvatores ventrales der Längsachse des Stieles nahezu parallel und ihre Muskelfasern entspringen sowohl an den Spitzen der Sehnen als auch an deren einer Seite — der ventralen —; einige derselben — die am meisten centralen und die hintersten — sind von der Stielbasis auf den Kapselgrund übergegangen und setzen sich von da unmittelbar bis an die Bauchschale fort, wo sie sich befestigen. Denselben ventral gerichteten Verlauf haben auch die zunächst liegenden Muskelfasern, die von der Sehne ausgehen; je weiter vorwärts, desto mehr werden sie aber der Sehne parallel (Taf. VI, Fig. 1—3 *m.a.v*). Da nun der Musc. adjuvatoris ventralis an der Stielbasis, die einen Theil des Kapselgrundes ausmacht, und ferner an der Außenseite eines Theils der Kapsel entspringt, so kann man selbstverständlich auch nicht von diesem sagen, dass er die Kapsel durchbohre, wie es HANCOCK betreffs beider Paare der Musc. adjuvat. angiebt. Bei seiner Kontraktion zieht der vorderste[1] Theil des Musc. adjuvat. ventralis die Schale an den Stiel hinauf, während der hinterste Theil die Kapsel an die Bauchschale nähert. Übrigens wird, was die Funktion der einzelnen Muskeln betrifft, auf andere Arbeiten verwiesen, wie HANCOCK (**13**), SHIPLEY (**27**) und SCHULGIN (**26**). Ich will hier nur noch erwähnen, dass ich mehrmals gesehen habe, wie *Terebratulina* den Stiel im Stielloch wiederholentlich etwa einen halben Umgang hin und her dreht; dass diese Bewegung, wie es HANCOCK (**13**, p. 798) annimmt, durch das Eingreifen des Musc. adjuvat. dorsalis geschehen muss, kann wohl Niemand bezweifeln.

Außer den eigentlichen Stielmuskeln sind hier noch die Musculi divaricatores und die Musculi divaricatores accessorii (Taf. VI, Fig. 4) zu erwähnen. Sie entspringen an der dorsalen Schale weit rückwärts und gehen nach der ventralen. Dabei sind ihre Sehnen zum großen Theil mit der dorsalen Wand der Kapsel verschmolzen. Wenn sie die Basis derselben erreicht haben, biegt sich der Musc. divaricat. accessorius um diese, befestigt sich etwas weiter nach hinten an der Körperwand und verschiebt also bei seiner Kontraktion den Stiel durch das Loch hinaus. Der Haupttheil des Muskels — der eigentliche Musc. divaricator — befestigt sich weiter nach vorn und das Resultat seiner Wirkung auf den Stiel wird ungefähr das nämliche. Der Musc. divaricat. accessorius ist, wie gesagt, am weitesten nach hinten befestigt und sein Endpunkt ist von dem Musc. divaricator deutlich getrennt, im Übrigen aber verschmelzen die beiden Muskeln bald genug vollständig.

Recht große Unregelmäßigkeiten erscheinen bisweilen in Bezug auf die Muskeln — besonders bei ihren Ausgangspunkten am Stiele — und im Zusammenhang damit auch in der Bildung der Stielbasis; siehe z. B. Fig. 11, Taf. VI, wo der Musc. adjuvat. ventralis weit ins Innere des Stieles gerückt ist.

Die Stielspitze ist gewöhnlich abgerundet und mit Haftpapillen besetzt, die ich auf Grund ihres Aussehens als Haftfädchen oder schlechtweg als die Fädchen bezeichne. Sie gehen mehr oder weniger dichtgedrängt von der Stielspitze centrifugal aus und sind meistens auf einen mützenförmigen oder halbsphärischen Bezirk des

---

[1] Vorn und hinten und davon abgeleitete Ausdrücke werden, wo nicht anderes aus dem Zusammenhang deutlich hervorgeht, gebraucht, um das Verhältnis zum ganzen Thiere anzugeben; so z. B. vorn = oralwärts.

Endes beschränkt (Taf. VI, Fig. 6—8). Mitunter sind sie unregelmäßig zerstreut oder einzelne entstehen weiter am Stiele hinauf; bisweilen können Fädchen von der fast ganzen einen Seite desselben ausgehen (Taf. VI, Fig. 5 u. 9). Der Stiel ist dann aus irgend einem Grunde nicht einziehbar gewesen oder er hat mit der Seite gegen einen Gegenstand gedrückt gelegen und die dadurch bewirkte Reibung ist vielleicht die Ursache gewesen, dass Haftfädchen sich an einer so ungewöhnlichen Stelle haben entwickeln können. Die ältesten Fädchen eines völlig ausgewachsenen Stieles, d. h. die mittleren, sind dünner, kürzer, häufig nach der Spitze zu verjüngt (Taf. VI, Fig. 1 *cfd*). Sonst sind sie zumeist überall gleich dick, etwa 0,10 mm im Durchmesser — doch zwischen 0,05 und 0,225 mm schwankend —, braun, einfach und, wenn im Wachsthum begriffen, in der Spitze hell. In seltenen Fällen sind sie zwei- bis dreiästig. Nur einmal habe ich ein Fädchen gesehen, das einen Ast von der Seite her (ein Stückchen von der Spitze entfernt) erzeugt hatte; wie dieser Ast die dicke Cuticula hat durchdringen können, ist schwer zu erklären. Die Fädchen sind Fortsätze des Stieles und bestehen wie dieser zu innerst aus einem Bindegewebe, das von einem cuticulabildenden Epithel bekleidet ist. Die Cuticula ist sehr stark und der Zuwachspunkt befindet sich am Ende des Fädchens. Die Länge und Anzahl der Fädchen ist sehr wechselnd. Ich habe auf einem Stiel, der an einer Serpulidenröhre befestigt gewesen war, deren bis über 100 gezählt; es ist ein gewöhnlicher Fall, dass man auf Stielen, die an solchen befestigt sind, überaus zahlreiche Fädchen findet. Die kleinste Zahl — bei einem erwachsenenen Thiere etwa 50 — pflegt bei denjenigen, die auf steinigem Grunde befestigt sind, vorhanden zu sein. Die Länge ist gewöhnlich am größten — bis 15 mm — wenn sie an Ascidien oder Serpulidenröhren befestigt sind; bei letzteren werden oft beide Wände durchbohrt und die Fädchen können sich dann fortsetzen, um sich an anderen dahinter liegenden Gegenständen zu befestigen. Die normale Länge eines Fädchens beträgt ungefähr 2—5 mm.

Alle Kalkgebilde können von den Fädchen durchfressen werden. Wenn ein Fädchen einen Stein oder einen anderen undurchdringlichen Gegenstand winkelrecht gegen dessen Fläche trifft, so kommt es oft vor, dass die Spitze sich zu einer huf- oder fußähnlichen Bildung erweitert und damit ihr Wachsthum schließt. Selten entwickelt sich das Fädchen in nennenswerthem Grade weiter; wenn dies aber der Fall ist, so geschieht es in der Weise, dass der Wachsthumspunkt, ganz oder in mehrere aufgetheilt, sich zwischen das Fädchen und die Unterlage einschiebt, und so dasselbe fortsetzt. Treffen sich mehrere benachbarte Fädchen mittels der wachsenden Spitzen, so verkleben sie sich mit einander und können also eine mehr oder weniger dicht zusammenhängende Masse bilden. Auf diese Weise ist es möglich — durch Festkleben an Gegenständen, an welchen sie längs und dicht hervorwachsen — dass sie sich an Felsenwänden und an harten Gegenständen überhaupt befestigen. In mehr lockere Ascidienmäntel, wie von *Ascidia mentula* (O. F. Müller) oder *Ascidia obliqua* (Alder), können sie sich hineinarbeiten, wobei sie häufig den in den Geweben befindlichen Höhlungen folgen (Taf. VI, Fig. 15). Sonst vermögen sie nicht weit in organische Substanz einzudringen, ausnahmsweise können sie doch ein Stückchen weit in so derbe Gewebe, wie den Mantel von *Polycarpa pomaria* (Savigny) Kiaer, eindringen; am häufigsten befestigen sie sich nur an der Außenseite desselben. Wie schon früher erwähnt, können sie sich in Kalk, z. B. in Muschelschalen u. dergl. einfressen. Auf welche Weise sich dies vollzieht, wird weiter unten im Zusammenhang mit anderen dahingehörenden Erscheinungen behandelt werden. An Brachiopodenschalen befestigen sie sich besonders gut, dringen jedoch nur ein kleines Stückchen in dieselben hinein. Fig. 94—97 und 99—108 auf Taf. VIII stellen verschiedene Formen von Fädchen dar. Wenn eine *Terebratulina* sich an einem kalkhaltigen Gegenstand befestigt hat, so löst sich beim Reißen am Thiere der Stiel leichter von diesem als von der Unterlage; von dem Felsengrund werden die Thiere leichter losgetrennt, ohne beschädigt zu werden.

Dass das befestigende Organ innerhalb einer Thiergruppe, deren Repräsentanten von Alters her befestigt leben und sich für eine solche Lebensweise differenzirt haben, von großer Wichtigkeit und Bedeutung sein muss, versteht sich von selbst. Dass es sich hier wirklich so verhält, kann man aber auch aus dem Umstande schließen, dass der Stiel bereits in einem frühen ontogenetischen Stadium völlig typisch ausgebildet ist. Er ist bei jungen Individuen am häufigsten sogar relativ etwas größer als bei erwachsenen; doch können dabei recht große Schwankungen stattfinden. Es ist mir nicht gelungen, so kleine Individuen zu erhalten, — die kleinsten waren ausschließlich des Stieles 0,5 mm — dass der Stiel nicht typisch entwickelt war, und außer den Unterschieden, welche nothwendig von geringerem Alter bedingt werden, z. B. weniger Haftfädchen, habe ich keine bedeutendere Verschiedenheit gefunden. Dass der Stielbulbus bei jungen Individuen so häufig rückwärts gebogen ist (Taf. VI, Fig. 10), kommt davon, dass er in diesem Stadium so weich und plastisch ist, dass er beim Einziehen des Stieles, wenn das Thier getödtet wird, durch den dabei entstandenen Druck nach hinten, wo es größeren Raum giebt, gedrängt wird. Auch haben alle Präparate von Individuen, deren Stielbulbus nach hinten gerichtet ist, einen stark kontrahirten Musc. adj. ventralis.

Das *Lingula*-ähnliche Stadium mit hohlem Stiel von der Länge der Schale, welches Morse (**18**) beschreibt, habe ich nicht finden können, obgleich ich, nach seiner Figurenbezeichnung zu urtheilen, eben so kleine Individuen wie er zur Untersuchung hatte. An lebenden, sehr kleinen Thieren ist das Stielbindegewebe indessen so durchsichtig, dass man, wenn man keine Schnitte durch den Stiel macht, leicht zu dem Glauben verführt wird, derselbe sei hohl; darauf beruht wahrscheinlich Morse's Angabe. Was den »langen Stiel« betrifft, so ist er zwar relativ länger als bei erwachsenen Individuen, aber Stiele, die eben so lang wie die dazu gehörenden Schalen wären, habe ich bei *Terebratulina* nicht gesehen; ein in Bezug auf seine Länge alleinstehender Stiel (Taf. VI, Fig. 16) betrug die Hälfte der Schalenlänge, 0,5 resp. 1 mm. Dagegen ist es richtig, dass die Schalen in diesem Alter viel abgeplatteter und sowohl dadurch als durch ihre mehr gleichmäßig breite Form mehr *Lingula*-ähnlich sind.

Das Endothel.

Die Außenseite der Kapsel, d. h. ihre Begrenzung einwärts dem Thiere zu und mithin auch die proximale Fläche des Stieles sind vom Endothel der Körperhöhle bekleidet. Es ist dies ein dünnes Plattenepithel mit flachen, rundlichen Kernen. Die Zellen sind bald mehr langgestreckt, bald mehr unregelmäßig gleichseitig (Taf. VI, Fig. 21—22). Wie im Folgenden eingehender besprochen werden soll, steht das Endothel da, wo das Bindegewebe des Stieles sich an der Basis nach verschiedenen Seiten biegt, um die Kapsel zu bilden, in vollständigem Zusammenhang mit den Zellen des Bindegewebes (Taf. VI, Fig. 1 u. 19 *c*). Ob dies, wie es Joubin (**14**) behauptet, auch zwischen den Muskelfasern an den Ausgangspunkten der Musc. adj. ventrales der Fall ist — denn auch dort giebt es Endothelzellen —, muss ich dahingestellt sein lassen, sowie auch, was für eine Bewandtnis es in dieser Beziehung mit dem übrigen, von Muskelfasern freien basalen Theil der Kapsel haben mag.

Das Bindegewebe.

Oben wurde erwähnt, dass der Stiel von *Terebratulina* wohl entwickelt ist. Dies erkennt man unter Anderem an der hohen Ausbildung und Differenzirung des Stielbindegewebes. Man kann in demselben nicht weniger als fünf Regionen unterscheiden; doch ist die Grenze zwischen ihnen selten eine völlig distinkte. Diese Regionen sind:

1) das centrale Bindegewebe des Stieles (sensu stricto),
2) das Bindegewebe der Kapsel[1],
3) das Bindegewebe der Haftfädchen,
4) das periphere Bindegewebe des Stieles (sensu stricto) sowie
5) das Bindegewebe des Stielbulbus.

Von allen diesen Regionen oder doch den meisten derselben kann man freilich sagen, dass sie auch bei den übrigen von mir untersuchten Formen zu finden sind, allein sie sind dann entweder nicht alle zu gleicher Zeit vorhanden, oder nicht so stark differenzirt wie bei *Terebratulina.*

Überall bilden die Bindegewebszellen, die in mehr oder weniger stark verzweigten Reihen unmittelbar auf einander folgen oder neben einander liegen, ein zusammenhängendes Netzwerk. Sie liegen also in einem Gang- oder Tunnelsystem, welches durch die von den Zellen selbst gebildete Zwischensubstanz, nicht durch eine besondere differenzirte Wand begrenzt wird. Die größte Verschiedenheit zwischen den Regionen hängt von der Beschaffenheit der Zwischensubstanz ab, die in den verschiedenen Regionen sehr verschieden ist.

Das centrale Bindegewebe.

Ich werde hier unten jede einzelne Region für sich behandeln, und zwar in der obigen Reihenfolge, indem ich mit dem centralen Bindegewebe beginne. Dieses Bindegewebe bildet den Kern des Stieles, erstreckt sich durch die ganze Länge des letzteren, ist an der Basis von dem Bindegewebe des Bulbus und distalwärts von diesem von dem peripheren Bindegewebe umgeben (Taf. VI, Fig. 1 u. 12). Seine Zwischensubstanz ist deutlich faserig, wobei die Fasern, die dem Stiele entlang angeordnet sind, näher der Spitze desselben gröber, länger und gerader, gegen die Basis aber feiner und oft fast verfilzt sind (Taf. VI, Fig. 32—33). Sie färben sich stark sowohl von Boraxkarmin als von Eosin; letztere Färbung ist indessen in Glycerin nicht besonders dauerhaft. Die Einwirkung des Hämatoxylins scheint keine völlig konstante zu sein, gewöhnlich ist sie schwach. Wenn das Material nicht in befriedigender Weise fixirt worden ist, was desto öfter der Fall ist, je näher man der Stielspitze kommt, so bilden die Bindegewebsfibrillen, abgesehen davon, dass sie jede für sich nicht völlig gerade, sondern etwas wellig sind, wellige oder sogar zickzackförmig gebogene Bündel. Dieses Aussehen rührt offenbar daher, dass die Zwischensubstanz eingeschrumpft ist, und je weiter distalwärts, um so leichter geschieht dies, weil die Fasern dort immer lockerer mit einander verbunden sind und es ihnen somit immer schwerer wird, bei der Einwirkung eines stark wasseraufnehmenden Fixirmittels ihre Form und Lage beizubehalten. Die Konsistenz des Gewebes, wenn lebend[1], stimmt hiermit überein, indem es sich überall der Länge nach zerlegen lässt, und zwar leichter nach der Spitze zu als an der Basis. Die am Stiel entspringenden Sehnen der Musc. adj. ventrales dringen ein wenig in diesen hinein und gehen allmählich in seine Substanz über (Taf. VI, Fig. 1 u. 3). Sie färben sich, ähnlich wie die übrigen Sehnen, von allen benutzten Farbstoffen stärker als das dieselben umgebende Bindegewebe.

---

[1] Diese Region ist als solche den anderen eigentlich nicht vergleichbar, da sie hauptsächlich nur wegen ihrer Lage hier aufgestellt wird.

Die Zellengänge des centralen Bindegewebes (Taf. VI, Fig. 32) verlaufen einander und den Fasern parallel, haben nahe dem Ende des Stieles wenige Anastomosen, im basalen Theile aber sehr zahlreiche. Nach allen Seiten, wo ein anderes Bindegewebe an ersteres grenzt, finden sich Übergänge zwischen ihnen. Der schärfste Unterschied besteht zwischen dem peripheren Bindegewebe und dem Spitztheile des centralen. Die Zellen sind cylindrisch, in ihrer Mitte zuweilen tonnenförmig erweitert, bei den Anastomosen häufig sehr unregelmäßig (Taf. VI, Fig. 34 u. Taf. VII, Fig. 36—38). In dieser wie in einigen anderen Hinsichten sind die Zellen des centralen Bindegewebes denen des peripheren so ähnlich, dass häufig Zeichnungen der einen Art zur Erläuterung der anderen dienen können. Der Zellkern ist oval bis sphärisch. Sowohl im Kern als im Protoplasma finden sich oft runde, größere oder kleinere, gelbe, stark lichtbrechende Körner, die sich von Osmium färben (Taf. VI, Fig. 34 u. Taf. VII, Fig. 37—38 *zkr*). Diese Körner treten vereinzelt oder gewöhnlich zu mehreren auf. Der Nucleolus scheint bald vorhanden zu sein, bald zu fehlen. Im ersteren Falle ist er mitunter, theilweise durch Übergänge, dem Aussehen nach von den besagten Körnern so wenig verschieden, dass ich nicht mit Gewissheit ermitteln kann, welches der beiden Gebilde ich im betreffenden Falle vor mir habe. Das Protoplasma entbehrt einer deutlich hervortretenden Struktur. Es scheint dem Kern zunächst am festesten und nach außen lockerer, sowie mit einer noch festeren Hautschicht, einer Zellmembran, versehen zu sein; dies im Allgemeinen und an, wie es scheint, musterhaften, mit Flemming-scher Lösung fixirten Präparaten (Taf. VI, Fig. 34). An Präparaten, die mit Pikrinsalpetersäure fixirt worden sind, und die übrigens sehr gut zu sein scheinen, lässt sich bisweilen gar keine bestimmte Grenze zwischen den Zellen und auch keinerlei Hautschicht wahrnehmen, sondern sie sind durch Anastomosen und Fortsätze verbunden (Taf. VII, Fig. 40—41). Da, wo zwei Zellen zusammenstoßen, scheinen gewöhnlich die äußerst dünnen Membranen zu verschmelzen, so dass eine Grenze zwischen ihnen nur dann zu bemerken ist, wenn sie, was bisweilen vorkommt, an irgend einem Punkte getrennt sind (Taf. VII, Fig. 36—38 *zwr*). Die Enden der Zellen können sehr verschieden sein. Oft sind sie abgestutzt und liegen einander dicht an. An guten, mit Flemming'scher Lösung fixirten Präparaten mit solchen Zellen lässt sich das Verhältnis der Zellmembranen zu einem Zellengang am leichtesten beobachten; man kann nämlich dann häufig an der Grenze gegen diesen ein Dreieck sehen, dessen eine Seite von der Begrenzung des Ganges und die übrigen zwei von den Membranen der beiden Zellen gebildet werden, welche letzteren dort von der Bindesubstanz abbiegen (Taf. VI, Fig. 33 *zwr*). Nicht selten, namentlich in längeren, unverzweigten Gängen, sind die Zellen in ihrem distalen Ende konvex und in dem entgegengesetzten konkav; sie liegen solchenfalls nicht vereinzelt, sondern in längeren Reihen, was einen eigenthümlichen Anblick gewährt, indem eine Zelle die andere vorzuschieben scheint (Taf. VI, Fig. 32 u. 34). Der Kern, der sonst gewöhnlich im Centrum der Zelle liegt, ist nun dem konkaven Ende mehr oder weniger genähert. Nur an sehr gut erhaltenem Material scheint das Protoplasma der Membran dicht anzuliegen; zumeist hat sich dieses um den Kern mehr oder weniger zusammengezogen, doch giebt es fast immer einige Fortsätze, die den inneren Theil mit der Membran verbinden. Solchenfalls kommt es sogar vor, dass das Protoplasma sich so sehr zusammengezogen hat, dass alle vier Seiten konkav geworden sind, und dass es durch einen langen Ausläufer von jeder Ecke verbunden wird, wesshalb die Zelle fast wie ein Stern oder ein Rochenei aussieht (Taf. VII, Fig. 36 u. 38). Sind dann die Membranen deutlich, so hat es ganz den Anschein, als ob es in den Gängen Querwände gäbe und die Gänge also in Fächer abgetheilt wären — die den Gängen parallelen Membranen liegen diesen so dicht an, dass sie kaum unterscheidbar sind —; bei stärkerer Vergrößerung (guter Ölimmersion) aber können auch solche Bilder vortrefflich zeigen, wie die Membranen sich in der That verhalten, und besonders, dass sie wirklich vorhanden sind und nicht von Lichtbrechungserscheinungen herrühren (Taf. VII, Fig. 36).

---

[1] Ich gebrauche hier der Kürze halber den Ausdruck »lebend« für solches Material, welches sofort nach der Zerlegung des lebenden Thieres ohne vorherige Fixirung untersucht worden ist.

Die Zellen erfahren eine ziemlich lebhafte Theilung. Man sieht mitunter mehrere solche in einer Reihe auf einander folgen, ganze Serien von Theilungsstadien bildend (Taf. VII, Fig. 42). Zuerst wird der Kern immer länglicher und schnürt sich sodann in zwei Theile ab, welche beide rund und kleiner als der Mutterkern werden. Während dieses Processes liegen sie noch in derselben Zelle. Erst darauf theilt sich die Zelle in zwei ab. Es ist dies der typische Verlauf, allein nicht immer erscheinen sämmtliche Stadien zu gleicher Zeit. In dem basalen Gebiete der betreffenden Region lässt sich die Theilung der Zellen leichter als an anderen Stellen konstatiren. Sie kommen dort häufig in Haufen vor, welche gewöhnlich einschichtig sind (Taf. VI, Fig. 33 u. Taf. VII, Fig. 39). Betreffs ihrer gegenseitigen Lage weichen sie von den Zellen der normalen Zellenreihen nicht ab, d. h. sie grenzen gewöhnlich an einander mit einer deutlich trennenden Membran. Bisweilen fehlt jedoch diese. Dieses letztere Verhältnis habe ich nur an ein paar Pikrinsalpetersäurepräparaten derselben Art wie die soeben erwähnten gesehen. Manchmal sind die Zellen durch eine beginnende Bindesubstanzablagerung mehr oder weniger von einander getrennt (Taf. VII, Fig. 39). Das Massenwachsthum des Bindegewebes wird durch dieses Bild veranschaulicht; Näheres darüber im Folgenden.

Das centrale Bindegewebe kann man als das typische im Stiel betrachten, besonders was die Zellen selbst betrifft, wesshalb es denn auch am ausführlichsten behandelt worden ist. Eine Art Elemente, die sowohl in dieser als in anderen Regionen vorkommen, nämlich die sog. Bläschenhäufchen, werde ich im Folgenden eingehend besprechen.

Das Bindegewebe der Kapsel.

Das Bindegewebe der Kapsel besteht hauptsächlich aus drei verschiedenen Arten: den Wandtheilen der Kapsel sowie den inneren und äußeren Theilen des Kapselgrundes. Die medio-ventrale Partie des Kapselgrundes im Verein mit dem Kapselband dient als Gelenk bei dem Ein- und Ausziehen des Stieles. Diese Theile haben zu diesem Zwecke einen biegsamen und zugleich festen Bau, indem sie größtentheils aus dichtgedrängten, längsgerichteten starken Fasern bestehen. Für diese wie für die übrigen Theile der Kapsel gilt, dass das Bindegewebe sich sowohl von Boraxkarmin, als von Eosin und Hämatoxylin um so stärker färbt, je fester und mehr faserig es ist. Auch hier ist das Eosin in Glycerin nicht beständig. Die Zellengänge sind gerade, mit nur wenigen Anastomosen und die meistentheils etwas länglichen Zellen mehr oder weniger stark abgeplattet, so dass ihre größte Durchschnittsfläche in derselben Ebene wie das Kapselband liegt.

An der Innenseite des ventralen Theiles des Kapselgrundes befindet sich eine dünne Schicht, die eine Fortsetzung des Bulbusbindegewebes ist und eine homogene, wenig färbbare Bindesubstanz mit zahlreichen, unregelmäßigen kleinen Zellen besitzt (Taf. VI, Fig. 1). Diese Schicht ist mitunter beträchtlich reducirt.

Der Körperwand zunächst wird das Kapselband an der Außenseite häufig etwas lockerer mit weniger gut entwickelten Fasern und dem zufolge wird die Zwischensubstanz weniger empfänglich für Farbstoffe, dafür aber nach der letztgenannten Stelle zu dicker, um dadurch die geringere Stärke zu ersetzen.

Das Bindegewebe der Kapselwände ist von dem des Kapselbandes gänzlich verschieden. Es ist freilich etwas faserig, aber nicht stark und ziemlich unregelmäßig. Wie es scheint, sind die Zellen zerstreut und nach allen Richtungen anastomosirend. Der Übergang zum Kapselband ist ein recht distinkter.

An der Dorsalseite der Kapsel liegen die Sehnen der Musc. divaricatores, etwas seitwärts von der Medianlinie, der Kapsel dicht angedrückt und mit derselben zum Theil verschmolzen. Diese sind von noch festerer Konsistenz als der Kapselgrund, indem die Zellen weniger zahlreich sind und die Zwischensubstanz härter und dichter ist.

Das Bindegewebe der Haftfädchen.

Nur das völlig entwickelte Bindegewebe der Fädchen wird hier beschrieben; die verschiedenen, nicht dem Gewebe selbst angehörenden Bildungen, die sowohl in diesem als in den peripheren Regionen gleichzeitig mit dem Wachsthum der Fädchen auftreten, werden später im Zusammenhang mit dem Wachsthum der Fädchen im Allgemeinen behandelt. Ungefähr am Ausgangspunkte der Fädchen hört die centrale Bindegewebsregion auf. Doch ist die Deutlichkeit und der Platz des Überganges zum Theil vom Alter des betreffenden Fädchens abhängig, indem die centrale Bindegewebspartie sich in allen älteren Fädchen eine kleine Strecke, bei jüngeren Fädchen aber nur wenig oder gar nicht fortsetzt, was mit der Bildungsweise der resp. Fädchen zusammenhängt. Die Zwischensubstanz des typischen Fädchenbindegewebes ist fast strukturlos, färbt sich zwar von Hämatoxylin, nicht aber von Eosin (Taf. VI, Fig. 17). Die Zellen stimmen am meisten mit denen des centralen Bindegewebes überein, nur dass sie kleiner sind. Auch die »gelben Körner« sind hier an Größe und Menge wechselnd vorhanden. Die Zellengänge sind lang, gerade und nicht besonders reich verzweigt. Die Konsistenz des Bindegewebes ist eine überaus lockere, was vermuthlich darauf beruht, dass in dem Fädchen alle stützende Arbeit dem starken Chitinmantel (= der Cuticula) überlassen ist. Gleichzeitig entsteht eine Materialersparnis dadurch, dass für das Bindegewebe nicht mehr feste Bestandtheile als nöthig gebraucht werden, und außerdem wird eine Erleichterung bei dem Aufbau des verhältnismäßig rasch wachsenden Fädchens bewirkt, weil nicht ganz so viel Material während der kurzen Zeit dahin geführt zu werden braucht.

Ein Präparat eines Fädchenbindegewebes, welches zuerst mit FLEMMING'scher Lösung fixirt, dann mit Essigsäure behandelt und unter dem Deckgläschen stark gedrückt worden ist, zeigt ein Verhältnis des Bindegewebes, das dessen Bildung gewissermaßen beleuchtet. Bei dem Zerquetschen sind nämlich die Zellenreihen aus einander gegangen, und jede wird mit ungefähr gleicher Menge Bindesubstanz umgeben, welche wohl die von jeder der betreffenden Zellenreihen gebildete ist (Taf. VI, Fig. 18). Nicht selten scheinen die Zellen des Fädchenbindegewebes ohne Membranen zu sein und vollständig ohne Grenze zu verschmelzen (Taf. VI, Fig. 17).

Das periphere Bindegewebe.

Wie früher erwähnt, umgiebt das periphere Bindegewebe das centrale. Es bildet aber keinen regelmäßigen Hohlcylinder, sondern vielmehr einen Kegel, aus dem man sich einen centralen Cylinder entfernt denkt und dessen Radius also an der Basis größer ist als an der Spitze, wo er sich verschmälert. Er endigt ungefähr an der Peripherie der Basis der Fädchenanhäufung. Hier aber ist also die centrale Region erweitert (Taf. VI, Fig. 1 u. 11). Die Konsistenz ist ziemlich fest, unbedeutend elastisch und nicht so faserig, dass es beim Zerlegen bemerklich ist. Das Bindegewebe lässt sich dann in verschiedenen Richtungen und zwar am leichtesten in der radialen zerzupfen. Das Zellennetz ist allseitig und reich verzweigt; näher der Basis des Stieles sind die Zellen mehr radiär gestreckt und weniger verzweigt. Die Zellen sind denen der centralen Region ähnlich, nur dass sie kürzer und häufiger unregelmäßig sind (Taf. VI, Fig. 34 u. Taf. VII, Fig. 35). Die Zwischensubstanz ist fast homogen, nur unbedeutend faserig und ihre Fasern sind den benachbarten Zellenreihen parallel. Am deutlichsten ist die faserige Struktur da, wo die Zellengänge ausgeprägt radiär sind. Die Zwischensubstanz färbt sich weder von Eosin noch von Boraxkarmin, mehr oder weniger stark aber von Hämatoxylin. Der Übergang zum Bindegewebe des Bulbus ist ein allmählicher und sehr unbestimmter. Gegen die centrale Region ist die Grenze schärfer, besonders scheint es so, wenn man bei schwacher Vergrößerung einen gut gefärbten Schnitt betrachtet (Taf. VI, Fig. 11).

Im Zusammenhang mit dem Epithel und der Anlage der Fädchen wird dieser Theil des Bindegewebes etwas näher besprochen werden.

Das Bindegewebe des Stielbulbus.

Außerlich ist der Bulbus ein scheinbar nur ventrales Gebilde, und sein Gewebe liegt auch zum größten Theil an der ventralen Seite, allein er bildet, wie früher gesagt, einen geschlossenen Ring um die Basis des Stieles herum, was an Schnitten leicht zu erkennen ist (Taf. VI, Fig. 12 *bgbl*). Die Konsistenz ist ziemlich fest und zähe, weil der Bulbus von fast zellenfreien, festen Balken, die aus dicht gelagerten, annähernd verfilzten, feinen Bindegewebsfasern bestehen, durchzogen wird (Taf. VII, Fig. 45). Diese Balken stellen ein Netzwerk dar, dessen größte Maschen in der Mitte liegen — die größeren sind in kleinere aufgetheilt — und nach allen Seiten an Größe abnehmen. In den Maschen bilden die in einer sehr lockeren Zwischensubstanz eingebetteten Bindegewebszellen ein- bis mehrschichtige Bänder oder Reihen, die sich um die Balken winden und biegen (Taf. VII, Fig. 43). Sie sind von keiner deutlich differenzirten Hautschicht begrenzt, scheinen bisweilen unter einander zu anastomosiren (Taf. VII, Fig. 43) und dann und wann sogar zu verschmelzen (Taf. VII, Fig. 47). Die Zellen sind dünn und scheibenförmig. Da sie für Farbstoffe wenig empfänglich sind, und also, von der Oberfläche gesehen, von den über- oder unterliegenden Geweben, besonders von den sich stark färbenden Balken leicht verdunkelt werden, so erscheinen sie in den Präparaten meistens nur dann, wenn sie in diesen auf die Kante gestellt sind. Sie sind somit von den übrigen Bindegewebszellen des Stieles ziemlich verschieden, an der Grenze der benachbarten Regionen aber gehen sie allmählich in die dort herrschende Zellform vollständig über (Taf. VII, Fig. 48—49). Die Gänge treten als solche am besten hervor, wenn die Zellen vom Rande her gesehen werden; sie sehen dann wie schmale Ritzen im Gewebe aus (Taf. VII, Fig. 43 u. 49 *z'*).

Nach dem Centrum des Stieles hin geht das Gewebe in das benachbarte derart über, dass die Maschen kleiner werden, verschwinden und schließlich die Zellen direkt in gewöhnlicher faseriger Bindesubstanz — anstatt in der obenerwähnten homogenen Zwischensubstanz — liegen lassen. Der Übergang zur peripheren Region erfolgt sehr langsam und stufenweise. Gegen den Außenrand des ventralen Theiles des Bulbus geschieht der Übergang ungefähr in derselben Weise wie einwärts, nur dass das zurückgebliebene Gewebe ein dichteres ist; das Resultat wird aber ein noch stärkeres Gewebe, das besonders an den Ausgangspunkten der Musc. adj. dorsales wohl entwickelt ist. Es hat den Anschein, als ob der Inhalt der Maschen verschwände, während das feste Balkengewebe mit den Balken dicht an einander gedrückt zurück bliebe (Taf. VII, Fig. 46). Fig. 44, Taf. VII zeigt den Bulbus eines ziemlich jungen Individuums; dort hat sich die starke periphere Schicht des Bulbus noch nicht entwickelt. Übrigens wird auf die Zeichnungen (Taf. VI, Fig. 1 u. 12; Taf. VII, Fig. 43—49) verwiesen, welche besser als eine in Worten gegebene Beschreibung die verwickelte Bildung des Stielbulbus veranschaulichen.

Über das Wachsthum und die Nahrungsverhältnisse des Bindegewebes.

Andere Zellen als die erwähnten giebt es im Bindegewebe nicht, woraus folgt, dass die Bindesubstanz durch die Thätigkeit derselben zu Stande kommen muss. Es dürfte dies in der Weise geschehen, dass die Bindegewebszellen während einer fortgesetzten sowohl Längs- als Quertheilung ringsum da, wo sie nicht an andere Zellen grenzen, Zwischensubstanz erzeugen, wodurch ja sowohl die Zellen als die Zwischensubstanz in ihrem Wachsthum mit einander gleichen Schritt halten. Durch die Quertheilung der Zellen werden die Zellenreihen verlängert, durch ihre Längstheilung entstehen neue Anastomosen. Dass das Massenwachsthum des Bindegewebes, wie es van Bemmelen (1) glaubt, durch eine Apposition von Stützsubstanz unter dem Epithel stattfände, und dass dabei Zellen aus diesem in das Bindegewebe regelmäßig hineinkämen, dürfte wohl kaum möglich sein. Zur Stütze seiner Ansicht verweist er auf eine seiner Figuren (1, Taf. VIII, Fig. 8), wo es unmittelbar unter dem Epithel eine Reihe zusammenhängender Zellen giebt, die kleiner als die Epithelzellen sind und die er wegen ihrer Kleinheit und ihres gegenseitigen Zusammenhanges als aus dem Epithel stammend betrachtet. Ich habe auf meinen Präparaten kein Gebilde, das diesem vollkommen ähnlich wäre, noch irgend eines gesehen, das in der von van Bemmelen vorgeschlagenen Weise gedeutet werden könnte, nicht selten aber habe ich solche gefunden, die an seine citirte Figur erinnern. Bei diesen sind indessen die in Rede stehenden Zellen offenbar gewöhnliche Bindegewebszellen, die in der Nähe des Epithels liegen und die, um dem Epithel Nahrung zuzuführen, vielleicht etwas umgewandelt sind, deren Aussehen aber die Annahme, dass sie aus Epithelzellen stammen sollten, auf keinerlei Weise Raum giebt. Auch kann ich nicht finden, dass man van Bemmelen's citirte Figur auf andere Weise zu deuten braucht, als ich meine Präparate gedeutet habe. Außerdem wäre es wohl recht sonderbar, wenn das Epithel erst Nahrung aus dem Bindegewebe aufnähme — von anderswo kann es ja keine erhalten — dann einerseits Elemente zum Aufbau desselben Bindegewebes ausschiede und andererseits die ebenfalls ansehnliche Cuticula absetzte.

Offenbar ist indessen, dass die große Stielmasse eine ziemlich starke Nahrungszufuhr erfordert, und doch finden sich da keine Blutbahnen. Eben so wenig sind Spuren von nervösen Elementen in dem Stiel selbst zu entdecken. Die einzigen Leitungswege, die es im Stielbindegewebe giebt, sind die Zellenreihen, und durch diese muss also alle Nahrung passiren, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Dass der ganze Nahrungsbedarf durch das Bindegewebe der Kapsel von der Körperwand in den Stiel geleitet würde, ist nicht wahrscheinlich. Der größte Theil müsste solchenfalls durch das Kapselband und die mediale Partie des Kapselgrundes kommen, allein die Zellenreihen dieser verzweigen sich nicht allseitig in die Körperwand hinaus, sondern gehen fast geraden Weges bis an das Ektoderm und haben äußerst wenige Anastomosen, welche die Nahrungszufuhr aus dem übrigen Theile der Körperwand vermitteln könnten. In der Gegend des Kapselbandes scheint übrigens ein äußerst großer Mangel an den in der Körperwand sonst vorkommenden Blutlakunen zu herrschen. Dass ein Theil des Nahrungsbedarfs mittels Zufuhr durch die Kapselwand erfüllt werden kann, will ich indessen nicht bestreiten. Allein woher kommt denn der übrige Theil? Durch die Basis des Stieles muss er kommen, und diese grenzt an die Körperhöhle. Die Stielbasis ist, wie wir wissen, mit Endothel bekleidet. Ferner ist sie nicht plan, sondern da, wo ihre Substanz, um die Kapsel zu bilden, zurückgebogen wird, entsteht eine Grube. Diese ist der Dorsalseite genähert und bildet einen quer gehenden Spalt, dessen Seitentheile durch die Sehnen der Musc. adj. ventrales, dorsalwärts von diesen, aufwärts gepresst werden, und die auch tiefer als der zwischen ihnen liegende Theil sind, so dass sie fast zwei halbmondförmige, durch eine seichtere Furche verbundene Taschen bilden (vgl. Taf. VI, Fig. 1 u. 14 *c*). In diesen Spalt geht auch das Endothel hinein und von da unmerklich in die Bindegewebszellen des Stieles über (Taf. VI, Fig. 19 *c*). Da nun die Zellen des Bindegewebes ontogenetisch aus dem Endothel stammen, so liegt es ja sehr nahe, an eine fortdauernde Einwanderung von Endothelzellen in das Bindegewebe und eine auf diese Weise stattfindende Nahrungszufuhr zu denken. Annähernd analoge Verhältnisse herrschen ja übrigens z. B. bei mehreren Cölenteraten, wo abgesonderte sowohl Ektoderm- als Entodermzellen das Mesoderm bilden. Die Annahme einer Einwanderung von Endothelzellen und ihrer Umwandlung in Bindegewebszellen stimmt, wie im Folgenden zu sehen ist, mit der Beschaffenheit des Bindegewebes, wie ich diese gefunden habe, ganz gut überein. Doch wage ich es nicht für gewiss zu behaupten, dass eine solche Umwandlung wirklich stattfindet, und zwar hauptsächlich desswegen, weil ich einen deutlichen Übergang zwischen den respektiven Zellenarten nur an der soeben erwähnten Stelle habe konstatiren können; sollte sich aber ein derartiger Übergang der ganzen Stielbasis entlang und an der Innenseite der Körperwand nachweisen lassen, was ex analogia dann ebenfalls vorkommen müsste, so dürfte man auch die Umwandlung der Endothelzellen in Bindegewebszellen als ziemlich sicher betrachten können. Auf alle Fälle muss doch ein nicht geringer Theil der Nahrung des Stieles wenigstens mittelbar durch die Endothelzellen und von diesen in das Bindegewebe passiren. Ich will in diesem Zusammenhang besonders betonen, dass die in der Basis des Stieles liegenden Zellenreihen geraden Weges an seine Oberfläche gehen, und zwar auch zwischen den Muskelfasern an ihren Anheftungspunkten im Stiele.

Die traubenförmigen Bläschenhäufchen.

Hier dürfte es nun der Platz sein, ein im Bindegewebe des Stieles befindliches Element zu besprechen, das ich bisher nur angedeutet habe. Ich meine die Bläschenhäufchen. Diese eigenthümlichen, traubenähnlichen, aus kleinen Elementen bestehenden Anhäufungen, die mit Sekretkörnern vollgepfropften, großen Zellen ähnlich sind, hat schon v. Bemmelen (1, p. 119) nachgewiesen. In völlig ausgebildetem Zustande haben sie ein Aussehen, wie es Fig. 57—59, Taf. VII zeigen: eine große Menge sphärischer oder durch Zusammenpressung eckiger Körner oder richtiger kleiner Bläschen, die sich zu einer gerundeten, längeren oder kürzeren Anhäufung angesammelt haben, welche in einer kleinen Erweiterung eines Zellenganges liegt. Zellengänge sieht man oft in Bläschenhäufchen münden (Taf. VII, Fig. 58—60). Wenn auch im peripheren Bindegewebe am zahlreichsten, kommen sie doch auch im centralen vor, besonders in dem zunächst distalwärts vom Bulbus liegenden Theile; ferner in den alleräußersten, den centralen und peripheren Regionen des Stieles zugekehrten Theilen des Bulbus sowie stets in den Fädchen. Die ähnlichen, in der Körperwand befindlichen Gebilde, die auch van Bemmelen beschrieben hat, sind, obgleich von jenen theilweise verschieden, doch, so viel ich sehen kann, wenigstens der Hauptsache nach von derselben Beschaffenheit. Sie unterscheiden sich eigentlich nur durch ihre Lage im Bindegewebe, die etwas verschieden ist.

Von lebendem Stielmaterial kann man mittels eines scharfen Rasirmessers ziemlich dünne Schnitte anfertigen. Auf einem solchen Schnitte kann man die Bläschenhäufchen bei recht schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskope beobachten; auch dann sieht man ihr traubenähnliches Aussehen. Berührt man die Bläschenhäufchen vorsichtig mit einer feinen Nadel — eine sehr gut geschliffene Nadel deckt mit ihrer Spitze nicht mehr als die Hälfte eines größeren Bläschenhäufchens —, so scheint dasselbe oder der berührte Theil zu verschwinden. Wenn man darauf bei starker Vergrößerung die Reste sucht, so kann man im günstigsten Falle etwas erblicken, was wie feine, gerundete, häufig gefaltete Häutchen, ungefähr wie die Schalen dünnwandiger Rogenkörner aussieht, d. h. ein Gebilde, den Resten zerdrückter Blasen ähnlich. Dass es wirklich solche sind, wird auch von anderen Verhältnissen bestätigt, wie wir im Folgenden nachweisen werden.

Verschiedene Fixirungsflüssigkeiten haben höchst verschiedene

Einwirkung. Am besten scheinen die FLEMMING'sche Lösung und die Osmiumsäure zu sein. Mit einer dieser Flüssigkeiten behandelt, wird der Inhalt der Grundtheilchen oder Bläschen, d. h. der Körner VAN BEMMELEN's (**1**, Taf. VII, Fig. 9 *k.m.*), fest, homogen oder etwas feinkörnig, und jedes Bläschen liegt den anderen dicht an. Durch Alkohol- und Salpetersäure-haltige Flüssigkeiten werden sie oft zerstört, so dass auf den Präparaten nur einige Reste, die wie dünne Häutchen aussehen, welche sich mit Hämatoxylin färben, sowie auch andere, deren Färbung nicht konstant zu sein scheint, übrig bleiben. Chromsäure und MÜLLER'sche Lösung, die übrigens keine guten Resultate liefern, erhalten besonders gut die Eigenschaft der Bläschenhäufchen, sich mit Eosin zu färben; sie schaden aber ihrer Struktur, so dass nach einer derartigen Fixirung Zwischenräume zwischen den Bläschen entstehen (Taf. VII, Fig. 57). In gewöhnlichen Fällen färben sich die Bläschenhäufchen intensiv mit Eosin, unregelmäßig mit Hämatoxylin. Osmiumsäure schwärzt sie auch, obgleich nicht stark, und nach solcher Behandlung tingirt Eosin nicht so gut. Sie werden weder von Toluol noch von Äther gelöst, was darauf schließen lässt, dass sie keine Fettgebilde sein können.

In der centralen Region sind die Bläschenhäufchen langgestreckt (Taf. VII, Fig. 56—58), in der peripheren mehr isodiametrisch (Taf. VII, Fig. 59), doch sind sie auch dort länger als in demjenigen Theil, dessen Struktur mehr ausgeprägt radiär ist, wie denn auch ihre Form immer von der Struktur des umgebenden Bindegewebes abhängt. In den Haftfädchen nehmen sie mit deren Alter sowohl an Zahl als an Größe zu. In älteren Fädchen können sie das Bindegewebe schließlich fast verdrängen und ihr Aussehen wird dann verändert; die Bläschen scheinen in größere, regelmäßige und unebene Blasen überzugehen (Taf. VII, Fig. 52 u. 61).

Wie VAN BEMMELEN bemerkt, kommen bisweilen Bläschenhäufchen im Epithel liegend vor (Taf. VII, Fig. 62). Doch findet dies nur bei wenigen Stielen statt, bei diesen aber, wie es scheint, an mehreren Stellen. Sie können mehr oder weniger tief im Epithel liegen, gehören natürlich aber nicht zu diesem, sondern sind wie gewöhnlich von Bindegewebszellen gebildet. Die eigenthümliche Lage lässt sich entweder derart erklären, dass in einem Zellengange ein Bläschenhäufchen sich dicht unter dem Epithel gebildet und dass der bei der Bildung desselben durch die Zellenanhäufung entstandene Druck — vgl. hier unten bei der Bildung der Bläschenhäufchen — die dünne Bindegewebswand ins Epithel hineingedrängt hat, wo der Widerstand geringer als in jeder anderen Richtung sein muss; oder vielleicht noch eher so, dass die Bläschenhäufchen, wie weiter unten gezeigt wird, wirklich in den Zellengängen ihren Platz verändern können und durch einen solchen an das Epithel gelangt sind, wo sie sodann nach außen gepresst worden sind.

Die Bildung der Bläschenhäufchen studirt man am leichtesten in dem oben erwähnten basalen Theile des centralen Bindegewebes. Nirgends anders sind nämlich in Entstehung begriffene Bläschenhäufchen so zahlreich vorhanden, und die verschiedenen Stadien werden dort, theils jedes für sich, theils mitunter mehrere in einem und demselben Bläschenhäufchen angetroffen. Das früheste von mir beobachtete Stadium besteht aus anscheinend gewöhnlichen Bindegewebszellen, die entweder eine dichtgedrängte Anhäufung (Taf. VII, Fig. 53) oder einen lockeren Knäuel (Taf. VII, Fig. 54) bilden, je nachdem die Zellenreihen mehr oder weniger nahe an einander liegen. In beiden Fällen sind sie mit einer, nach dem Aussehen zu schließen, sehr lockeren Substanz umgeben, die sich von Osmium braun und gegen das umgebende Gewebe von Hämatoxylin stark ausgeprägt blau, von Eosin aber gar nicht färbt (Fig. cit. *blhs*). Bisweilen sind einige in einer einfachen Reihe auf einander folgende Zellen mit ähnlicher Substanz umgeben (Taf. VII, Fig. 37—38 *sb*), und vielleicht repräsentiren diese ein noch früheres Stadium. Allmählich büßen die Zellen, indem sich die umgebende »lockere« Substanz gleichzeitig vermindert, jede für sich ihr »lebendes« Aussehen und ihren gegenseitigen Zusammenhang ein (Taf. VII, Fig. 55—56), sie werden rund, homogen, sowie durch Eosin färbbar und zeigen das den fertigen Bläschen zukommende Aussehen. Dabei vermindert sich das Volumen der Zellen nicht oder doch nur unbedeutend. Da nun also *jedes Bläschen aus einer Zelle entsteht*, so ist ja die Behauptung BLOCHMANN's (5), dass das Ganze eine mit Sekretkörnern erfüllte Zelle sei, offenbar eine unrichtige.

Die Umbildung der Zellen in Bläschen erfolgt entweder gleichzeitig in dem ganzen künftigen Bläschenhäufchen oder successive, und besonders in letzterem Falle kommt es vor, dass die Bläschen so zu sagen ihre Individualität einbüßen und zu einer größeren Blase mit denselben Reaktionen wie die gewöhnlichen kleinen verschmelzen (Taf. VII, Fig. 50). In dem peripheren Bindegewebe und gegen die Spitze des centralen lässt sich eine Bildung von Bläschenhäufchen nur selten nachweisen. In den Fädchen habe ich typische Jungformen von Bläschenhäufchen niemals gesehen, allein man könnte sich vielleicht denken, dass sie dort auf eine etwas andere Weise gebildet würden. Die Bindesubstanz der Fädchen ist nämlich der die »jungen« Bläschenhäufchen umgebenden »lockeren« Substanz sehr ähnlich und zwar auch hinsichtlich der Färbungsreaktion, indem sie sich sowohl mit Osmium als mit Hämatoxylin stark färbt. Die Anwesenheit dieser Substanz ist es nun, welche durch ihre von Hämatoxylin blaue oder von Osmium braune Farbe am leichtesten macht, dass ein in Bildung begriffenes Bläschenhäufchen im Allgemeinen beobachtet werden kann. Also ist es deutlich, dass der Bildungsprocess schwerer zu beobachten sein muss, falls die Fädchenbindesubstanz, wie es ja auf Grund ihres Aussehens und ihrer Reaktionen denkbar wäre, die »lockere« Substanz ersetzt, welche ihrerseits unzweifelhaft mit der Bildung der Bläschenhäufchen in Verbindung steht, und dass die Bildung von Bläschenhäufchen möglicherweise auch in den Fädchen vorkommen kann, wenn sie auch dort nicht so leicht zu konstatiren ist.

Ich halte nun die in den Bläschenhäufchen enthaltenen Grundtheilchen für wirkliche Blasen, die mit irgend einer, wenn auch dickfließenden, Flüssigkeit erfüllt sind, und sie sind durch eine Veränderung von Bindegewebszellen entstanden, deren Protoplasma und Kern eine andere chemische Beschaffenheit und Struktur bekommen haben. Zuweilen scheint ein kernähnliches Gebilde in den Bläschen, besonders in den in der Körperwand befindlichen vorzukommen. Die Zellmembran dürfte wohl zur Wand des Bläschens werden. Diese Annahme stützt sich auf: 1) die obenerwähnten Verhältnisse beim Seciren lebenden Materials; 2) den verschiedenen Einfluss verschiedener Fixirungsflüssigkeiten, indem einige die Bläschenhäufchen bei ihrem natürlichen Aussehen erhalten und andere nur Reste von denselben übrig lassen (diese letzteren Flüssigkeiten sollten dann irgend eine leicht lösliche Verbindung mit dem Inhalt des Bläschens bilden); 3) einige Präparate, wo aus Bläschenhäufchen, die nahe am Epithel liegen (Taf. VII, Fig. 51), der Inhalt einiger Bläschen weggefallen ist, deutliche Membranen aber zurückgeblieben sind. Zu bemerken ist auch, dass diese letztere Erscheinung an zahlreichen Stellen der betreffenden Präparate zu finden ist, und stets sind es die leeren Bläschen, die in den Häufchen dem Epithel am nächsten liegen.

Wir kommen nun zu einer schwierigen Frage und die ist: *welche Funktion haben die Bläschenhäufchen?* Entweder müssen sie als Aufspeicherungsstellen der Exkretionsprodukte Bedeutung haben (= eine gewissermaßen negative Bedeutung) oder als Bildungs- oder

Aufbewahrungsstellen irgend eines Stoffes dienen, der beim Aufbau irgend eines Theiles des Stieles zur Verwendung kommt (= eine gewissermaßen positive Bedeutung).

Für die erste Annahme sprechen viele Umstände. Irgend welche andere Aufspeicherungsweise der Exkretionsprodukte giebt es nicht, falls man nicht die kleinen gelben Körner, welche sowohl in den Bindegewebs- als in den Epithelzellen vorhanden sind, als solche betrachten will. Ferner das Vorkommen der Bläschenhäufchen in den Haftfädchen, wo sie in den jungen klein und verhältnismäßig wenige an der Zahl sind, in den alten abgelebten aber groß werden und sogar den größeren Theil des Fädchenbindegewebes verdrängen können. Gegen diese Annahme spricht theils die Abwesenheit der Bläschenhäufchen im Bulbus und in den der Stielbasis am nächsten liegenden Theilen, theils ihre Entstehungsweise. Wo diese am deutlichsten ist, scheinen sie nicht allmählich durch Anhäufung von Körnern oder Exkretionsprodukten, sondern jedes durch den meistens gleichzeitigen Übergang mehrerer lebenskräftiger Zellen in die Bläschen gebildet zu werden. Dabei ist zu bemerken, theils dass die Zellen ganz und gar in Bläschen übergehen und solche bleiben, theils das Vorhandensein einer besonderen Substanz, die dieselben anfänglich umgiebt, nachher aber verschwindet. Gegen eine exkretorische Funktion spricht ferner, dass sie so groß sind und keinerlei Krystalle noch feste Bestandtheile einschließen, sowie dass ähnliche Bläschenhäufchen überall in der Körperwand und zwar mitunter massenhaft zu finden sind, obwohl sie dort der Körperhöhle so nahe liegen, dass die Exkretionsprodukte sich wohl leicht in diese abgeben könnten.

Für ihre Eigenschaft als Aufbewahrungsstellen irgend einer Reservenahrung spricht theils ihr Aussehen und ihr Vorkommen, theils alles Solches in ihrer Bildung, was ihrer exkretorischen Funktion widerstreitet. Gegen die Annahme, dass ihre Aufgabe eine so zu sagen positive wäre, stellt sich wiederum die Schwierigkeit, näher zu erklären, welche Aufgabe ihnen etwa zukommt und auf welche Weise sie dieselbe erfüllen könnten. Gesetzt, dass die Bläschenhäufchen an derjenigen Stelle des Gewebes, wo sie einst gebildet wurden, still lägen, so könnte dies kaum auf andere Weise geschehen als dadurch, dass sie auf die Nahrungsprodukte umarbeitend wirken müssten, welch letztere dann nach ihren respektiven Plätzen in den Bindegewebszellen versetzt würden; allein abgesehen davon, dass eine Überführung der betreffenden Stoffe von Bläschen zu Bläschen z. B. in einem größeren Häufchen kaum denkbar ist, so müsste solchenfalls eine deutliche Verschiedenheit der Farbenreaktion sich an den beiden Enden des Bläschenhäufchens kund geben. Eine andere Erklärungsweise ist es, anzunehmen, dass die Bläschenhäufchen an einer Stelle entstehen und sich dann nach einer anderen versetzen. Sie liegen in Erweiterungen der Zellengänge, und gerade durch diese würde natürlich die Versetzung stattfinden. Allein, wenn die Zwischensubstanz auch locker und elastisch genug ist, um eine derartige Versetzung gestatten zu können, so kommt doch die schwer zu erklärende Thatsache hinzu, dass die Bläschenhäufchen in dem mehr lockeren centralen Bindegewebe langgestreckter sind als in dem härteren peripheren, während sie dagegen, wenn sie vorgedrängt würden, wie es scheinen will, sich ganz umgekehrt verhalten müssten. Und welche Kraft würde dieselben vorwärts treiben? Versetzen sich die Bläschenhäufchen, so müssen es auch die dazwischenliegenden Bindegewebszellen thun. Dies ließe sich wohl auch denken, wenn man nur eine die betreffenden Zellen und die Bläschenhäufchen vorwärts treibende Kraft nachweisen könnte. Auf die Möglichkeit, dass eine solche Kraft etwa von einer amöboiden Bewegung der Zellen abhängt, deuten die erwähnten Verhältnisse hin, wo den Zellen die Membran fehlt, aber theils sind diese Fälle lediglich als Fixirungserscheinungen — nur ein einziges Fixirungsmittel scheint solche Bilder hervorzurufen — oder irgend ein Ausnahmestadium zu betrachten, theils würden sie, selbst wenn sie das normale Verhältnis aufwiesen, in dieser Hinsicht keinen positiven Beweis liefern können. Eine andere Kraft, die man in Betracht ziehen kann, ist der Druck, welcher bei dem Wachsthum und den Theilungen der Zellen entsteht. Ob dieser indessen größer ist, als dass er nur der Vermehrung der Zwischensubstanz entspräche, ist nicht leicht zu entscheiden. Die besonders lebhafte Zelltheilung, die auch bei ausgewachsenen Individuen stattfindet, dürfte aber auch berücksichtigt werden müssen. Die Versetzungstheorie hat doch trotz alledem eine starke Stütze in den Verhältnissen bei *Waldheimia*. Bei der Behandlung dieser Form werde ich desshalb auf die Frage nach der Funktion der Bläschenhäufchen zurückkommen.

Das Epithel.

Das Epithel des Stieles (sensu stricto).

Das Bindegewebe ist mit einem Cylinderepithel bekleidet (Taf. VI, Fig. 1). Die Zellen dieses Epithels sind am Stiel nicht vollkommen cylindrisch, sondern prismatisch, drei- bis sechseckig, häufig sind je zwei einander gegenüberliegende Seiten größer als die anderen, und die Zellen werden dadurch abgeplattet. Einigermaßen regelmäßig zeigt sich dieses Verhältnis nur nach dem Ende des Stieles zu, wo die Zellen (auf Querschnitten durch dieselben) in der Längsrichtung des Stieles gestreckt erscheinen (Taf. VII, Fig. 75), sowie auch am Bulbus, und zwar hier der Quere nach. Sonst sind sie annähernd gleichseitig (Taf. VII, Fig. 76). Die äußeren Enden der Zellen stehen nicht dicht an denen der herumliegenden Zellen, sondern konstant in einem deutlichen Abstande von einander (Taf. VII, Fig. 75—76). In ihrer Mitte sind die Zellen oft schmäler (Taf. VII, Fig. 68 u. 72), was jedoch wahrscheinlich von der Fixirung herrührt, da sie dann und wann bei entschieden guter Fixirung gleich dick sind (Taf. VII, Fig. 71). Das Epithel ist am distalen Theile des Bulbus am höchsten, und von da an nehmen die Zellen in beiden Richtungen an Höhe ab. Proximalwärts ist diese Verminderung eine bedeutende, so dass die Zellen an der Basis des Bulbus sehr klein und nicht länger als breit sind, distalwärts ist sie weniger stark und setzt sich nur eine kurze Strecke fort, wonach die Zellen dieselbe Länge haben, bis sie ungefähr an die Spitze des Stieles gelangen, wo sie an den zwischen den Fädchen befindlichen Cuticularverdickungen erheblich niedriger werden (Taf. VII, Fig. 69). Sie bestehen aus einer mehr oder weniger homogenen Grundsubstanz, die in der Längsrichtung der Zelle von Fasern durchzogen wird, welche in der Peripherie oft, aber nicht immer, dichter stehen (Taf. VII, Fig. 73—76). Der Kern ist länglich, liegt im Centrum der Zelle näher der Basis derselben oder näher der Peripherie, und ist auf guten Präparaten gar nicht schwer zu sehen (Taf. VII, Fig. 71—73). Mitunter scheint das Centrum der Zelle mit einem schwammigen, stark lichtbrechenden Protoplasma erfüllt zu sein, in welchem dann zahlreiche solche gelbe Körner vorhanden sind, wie sie in den Bindegewebszellen beschrieben wurden (Taf. VII, Fig. 74); auch sonst kommen die Körner oft vor (Taf. VII, Fig. 71). Die Begrenzung der Zelle gegen die Cuticula ist stets deutlich, wenn auch häufig uneben, weil die soeben erwähnten Fasern nach außen ungleich lang sein können. Ebenfalls reichen einige Zellen mit ihren äußeren Spitzen über die anderen hinaus (Taf. VII, Fig. 62, 68 u. 74). Nur an den obenerwähnten Cuticularverdickungen im Ende des Stieles sind sie nicht scharf vom Chitin abgesetzt, sondern die Fasern strecken sich dort oft etwas in dieses hinein. Die Zellen selbst, die dort bedeutend kürzer sind, sind noch mehr faserig (Taf. VII, Fig. 69). Gegen das Bindegewebe ist die Grenze der Epithelzellen nie eine völlig ebene, sondern immer giebt es wenigstens einige, wenn auch äußerst winzige, Fortsätze. Diese, die mitunter recht ansehnlich und in lange Spitzen ausgezogen sind, entspringen aus den Fasern der Zellen und entweder sind sie unter einander frei, oder sämmtliche aus einer Zelle stammenden zu einer Spitze gesammelt. Bisweilen bilden die basalen Enden einiger benachbarter Zellen gemeinschaftlich eine Spitze, solchenfalls bekommt das ganze Epithel auf Schnitten ein zackiges Aussehen (Taf. VII, Fig. 68 u. 72—73). Da, wo die Struktur des Bindegewebes radiär ist, sind diese Fortsätze am längsten und verlieren sich ohne Grenze im Bindegewebe. Die beiden Gewebe werden also mit einander sehr eng verbunden, so dass es oft recht schwer hält zu entscheiden, was — von den Fortsätzen und Fibrillen der resp. Gewebe — zu dem einen oder zu dem anderen derselben gehört. Indessen bräunen sich die Epithelzellen stärker mit osmiumhaltigen Flüssigkeiten und die Fortsätze zeigen auch dieselbe Reaktion und dadurch lassen sie sich im Allgemeinen von der Bindesubstanz unterscheiden. Sonst färben sie sich gut mit Hämatoxylin und Boraxkarmin. Diese Fortsätze dürften besonders bei der Nahrungsaufnahme der Epithelzellen mitwirken und zugleich für das Befestigen der Cuticula am Bindegewebe große Bedeutung haben, indem sie das Epithel am Bindegewebe befestigen, während die Epithelzellen ihrerseits in Folge der Bildungsweise der Cuticula an dieser sicher befestigt sind. Im Zusammenhang damit wird auf Fig. 69—70, Taf. VII verwiesen, wo Schnitte durch zwei Cuticularverdickungen der Spitze des Stieles abgebildet sind. An der Spitze jeder Verdickung endigt ein Zellengang, und zu bemerken ist, dass die der Spitze am nächsten liegenden Epithelzellen größer, homogener sowie weniger faserig als die anderen sind und darin den Bindegewebszellen ähneln. Dass jene Zellen bei der Nahrungsaufnahme des Epithels thätig sind, dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen. Das Epithel und das Bindegewebe können jedoch auf andere Weise mit einander in Verbindung stehen, indem die Bindegewebszellen unter gewissen Umständen in das Epithel übergehen. Siehe Näheres darüber bei der Besprechung des Längenwachsthums der Fädchen.

Fig. 75, Taf. VII stellt einige Zellen dar — die Zellen sind von ihren dem Chitin zugekehrten Enden gesehen —, die schmäler und dunkler sind und die neugebildet sein dürften. Zwischen mehreren Zellen giebt es verbindende Fortsätze, diese sind aber gerade zwischen den neugebildeten und den benachbarten am zahlreichsten und zwei neugebildete liegen nie neben einander. Auch auf Längsschnitten durch das Epithel sind ähnliche junge Zellen sichtbar (Taf. VII, Fig. 68), doch scheint ihre Substanz dort weniger differenzirt als die der anderen; die Färbungsfähigkeit ist dieselbe starke. Sie sind offenbar durch eine Theilung schon vorhandener Epithelzellen entstanden.

Das Epithel der Haftfädchen.

Das Epithel der Fädchen ist von dem des Stieles sehr verschieden. Der Übergang geschieht an derselben Stelle, wo das Bindegewebe in das homogene Gewebe des Fädchens übergeht. In einem erwachsenen Fädchen stehen die Epithelzellen mit ihren Enden dicht an einander. Sie sind nicht faserig, sondern homogen, und die Kerne treten schärfer hervor (Taf. VII, Fig. 64—66). Die Zellen sind sowohl an der Cuticula als am Bindegewebe lose befestigt und fallen leicht weg, wenn man Schnitte mit freier Hand macht, sind aber mit einander stärker verbunden, so dass man mit feinen Secirnadeln größere zusammenhängende Stücke von Epithelzellen lostrennen kann. Am häufigsten ziemlich groß und mit geringem Inhalt sind sie so locker, dass sie sich leicht zu einer überaus dünnen, fast unkenntlichen Schicht zusammendrücken lassen, falls man das Fädchen bei dem Schneiden zu hart gepresst hat. Beim Übergange vom Stielepithel, sowie auch überhaupt bevor das Fädchen seine definitive Dicke erreicht hat, sind sie kleiner und ihr Inhalt dichter (Taf. VII, Fig. 67). An denselben Stellen erscheinen bisweilen die Kerne in doppelter Schicht liegend oder mehr oder weniger angehäuft (Taf. VII, Fig. 63), und es ist dann oft schwer zu entscheiden, wie die Zellgrenzen verlaufen; es sieht aus, als würde das Bild durch eine Kern- oder Zelltheilung verursacht. In sehr alten Fädchen, die nicht mehr in der Spitze wachsen, sucht man gewöhnlich vergeblich nach einem Epithel, oder es finden sich nur unbedeutende Reste davon.

Das Epithel an der Spitze des Fädchens und bei dessen erster Anlegung, wo es übrigens sehr verschiedenartige Fädchenepithele giebt, wird im Zusammenhang mit der Anlegung und dem Wachsthum der Fädchen behandelt werden.

Die Cuticula.

Die Cuticula des Stieles (sensu stricto).

Das Stielepithel wird überall von einer Cuticula bekleidet, die zu innerst am Grunde der Kapsel sehr dünn, gegen die Stielspitze hin immer dicker wird, dort eine ziemlich ansehnliche Mächtigkeit erreicht und von den Fädchen, die eine Art Fortsätze vom Stiel sind, durchzogen wird. Dadurch, dass an der Cuticula in der Spitze des Stieles auch zwischen den Fädchen neue Chitinsubstanz von innen fortwährend abgesetzt wird, entsteht eine ziemlich dicke, homogene Chitinbildung, einem Fachwerke vergleichbar, dessen Fächer den Boden durchbrechen und sich nach außen verschmälern. Auf Längsschnitten durch den Stiel sehen die Verdickungen wie nach innen gekehrte Cuticularpapillen aus. Im äußersten Theil der Fächer liegen die Fädchen eingesenkt und ihr Bindegewebe steht also mit dem des Stieles in Verbindung (Taf. VI, Fig. 1 *x*). Ausnahmsweise kann die Cuticula eine starke Entwicklung an der Ventralseite des Bulbus zwischen den beiden Dorsalmuskeln erreichen (Taf. VIII, Fig. 79); sonst pflegt die Cuticula ringsum auf einem Querschnitte überall am Stiel dieselbe Dicke zu haben. Vom Stiel geht sie auf die Innenseite der Kapsel über. An den Ventral- und Lateralseiten ist sie bis an den Ring hinauf dünn, während sie sich an der Dorsalseite verdickt, allein auch hier erreicht sie erst am Ring eine bedeutendere Dicke (Taf. VI, Fig. 1 *rg*). Das Epithel setzt sich dann in dasjenige fort, von welchem die Schale abgesondert wird. An jungen Individuen scheint die Cuticula der Kapsel in den äußersten Theil der Schale überzugehen, an älteren aber ist diese Verbindung gewöhnlich durch Abnutzung vertilgt (Taf. VI, Fig. 15 *h*).

Die Stielcuticula besteht aus zwei Hauptschichten: der äußeren Schicht und der eigentlichen Hauptschicht, dem Stielchitin. Letzteres, das den bei Weitem größten Theil ausmacht, ist fast durchscheinend, homogen und färbt sich mehr oder weniger mit Hämatoxylin, mit Eosin aber gar nicht, wenigstens nicht haltbar. Die äußere Schicht ist sehr dünn, bräunlich, und färbt sich intensiv mit Eosin, nicht mit Hämatoxylin. Sie erweist sich beim Seciren nicht merklich elastisch; meistentheils ist sie, namentlich gegen die Spitze des Stieles, quergefaltet (Taf. VII, Fig. 77 u. 78 *äucut*); sehr selten kommen Längsfalten vor. Die Innenschicht ist koncentrisch gelagert (Taf. VI, Fig. 27; Taf. VIII, Fig. 90), nicht zähe, unbedeutend, aber doch merkbar elastisch. Wenn man dieselbe auf Schnitten von lebenden Stielen mittels Nadeln zu zerreißen versucht, so geschieht das am leichtesten in tangentialer Richtung und auch in radiärer gut, schwer aber in irgend einer von diesen zwei mehr abweichenden Richtung. Die inneren (= jüngeren) Schichten zeigen sich dabei merklich weicher als die äußeren.

Die Cuticula ist am dünnsten im Grunde der Kapsel, und zwar so dünn, dass es sich schwer entscheiden lässt, ob es die äußere Schicht oder die Hauptschicht ist, die sich dort befindet, allein es dünkt mir doch, als wäre es die äußere, da sich diese an demjenigen Punkte vorüber, wo man nunmehr nur eine Art von Substanz unterscheiden kann, fortzusetzen scheint.

Das Chitin wird, wie gesagt, schichtenweise vom Epithel gebildet. Jede neue Schicht entsteht unter der schon vorhandenen und ist länger als diese, wobei der hinausragende Theil am weitesten basalwärts liegt. In Folge dessen wird das Chitin dicker gegen das Stielende, so dass jede der äußersten Schichten älter ist als die benachbarte, der Basis näher liegende. Auch die ältesten Schichten sind noch vorhanden und werden nicht zerstört, wie aus Fig. 85, Taf. VIII sowie daraus, dass die Hautschicht sich stets als eine ununterbrochene Schicht an der Außenseite der anderen findet, hervorgeht[1]. Dass diejenigen cylinderförmigen Schichten, welche sich rings um einen kleinen Stiel zuerst bilden, nachher so sehr ausgedehnt werden können, dass sie, ohne weggesprengt zu werden, um einen mehrmals dickeren, ausgewachsenen herumreichen, dies bekundet eine ziemlich eigenthümliche Konsistenz des Chitins. Ohne mich auf irgend welche Theorien zur Erklärung dieses Verhältnisses einzulassen, will ich hier auf einen Umstand aufmerksam machen, der bei einem solchen Versuche zu berücksichtigen ist, nämlich dass die äußersten Schichten am härtesten sind, während die inneren deutlicher sind und nach außen immer mehr verschwinden. Zu äußerst können keine Schichten mehr unterschieden werden, falls sie nicht von den weiter unten zu besprechenden Körnerschichten verdeutlicht werden (Taf. VII, Fig. 77; Taf. VIII, Fig. 85 u. 91).

---

[1] Hieraus folgt unzweideutig, dass das Längenwachsthum des Stieles nothwendig an seiner Basis stattfindet, und also z. B. das Bulbusbindegewebe bei jungen Individuen mit der Zeit in ein peripheres Bindegewebe umgewandelt werden muss.

Noch sonderbarer erscheint es indessen, dass die Hautschicht in die Chitinschicht hinein gefaltet ist, obgleich man erwarten könnte, sie straff ausgespannt zu finden (Taf. VII, Fig. 77—78). Der lange, in seinem Inneren stark muskulöse Stiel von *Lingula* (siehe **10** u. **22**) ist in hohem Grade zusammenziehbar, seine Cuticula weist auch dieselben beiden Haupttheile wie *Terebratulina* auf und diese zeigen dieselben resp. Reaktionen. Auf einem Längsschnitt durch einen erhärteten und also wahrscheinlich kontrahirten Stiel dieser Form ist die äußere Schicht noch stärker gefaltet als bei *Terebratulina* (Taf. VIII, Fig. 84), und ich vermuthe desshalb, dass die Ursache der Falten dieser letzteren, deren Stiel nicht willkürlich zusammenziehbar ist, vielleicht darin liegt, dass die Chitinsubstanz der unteren Schicht auf irgend eine Weise geschrumpft ist und zwar in höherem Grade als die äußere Schicht, wodurch sich diese in der Weise gefaltet hat, wie es die Präparate zeigen. Jedenfalls ist die Bildung eine sekundäre, da sie in der Nähe der Basis weder bei jungen noch bei alten Individuen so reichlich vorkommt, und bei jungen auch nicht so stark wie bei älteren entwickelt ist.

Es ist früher hervorgehoben worden, dass die Cuticula vom Epithel gebildet wird, nicht aber auf welche Weise. In den meisten Fällen veranlasst ihr Bau keine andere Vermuthung, als dass sie durch eine Sekretion vom Epithel gebildet würde, mitunter erblickt man aber Bilder, die deutlich darthun, dass dies nicht der Fall sein kann, sondern dass die Cuticula durch eine allmähliche Chitinisirung der Spitzen der Epithelzellen zu Stande kommt. Fig. 81, Taf. VIII — Querschnitt durch Epithel und Cuticula ungefähr mitten am Stiel — stellt ein solches Bild dar. Die Cuticula ist hier nicht in jeder Schicht homogen, sondern zeigt eine radiäre Streifung, eine Fortsetzung der Epithelzellen nach außen. Diese sind freilich sowohl durch Färbung als durch den Kontour der Spitze von der Cuticula gut abgegrenzt, außerhalb jeder Zelle erscheint aber, wie gesagt, im Chitin, eine radiär gestellte Bildung von derselben Breite wie die Zelle, die Faserigkeit derselben wiederholend und in gleicher Entfernung von den benachbarten Bildungen liegend, wie die entsprechende Zelle von ihren benachbarten Zellen. Die Zwischenräume sind mit einer hellen Chitinmasse erfüllt. Diese Struktur verliert sich nach außen. Etwas öfter kann man ein Gebilde zu sehen bekommen, welches diesem ähnelt, wo aber die Fortsätze der Epithelzellen durch die koncentrische Schichtung abgetheilt sind (Taf. VIII, Fig. 82). Noch öfter beobachtet man fast dieselbe Sache wie im ersteren Falle, wenn man die nach einwärts gerichteten Chitinverdickungen in der Stielspitze untersucht, nur dass dort die den Fasern jeder Epithelzelle entsprechende Streifung gewöhnlich nicht zu sehen ist, d. h. man kann nur die aus jeder Zelle stammenden Chitintheile von einander unterscheiden (Taf. VIII, Fig. 83). Hier setzt sich häufig eine an den Epithelzellen beginnende Streifung durch die ganze Papille fort. Dass die Streifung auch hier durch keine koncentrische Ablagerung entstanden ist, ist offenbar, da sie nicht der Oberfläche der Cuticula parallel geht, sondern die an der Spitze der »Fachwand« befindlichen Zellen in ihrer Längsrichtung von der Streifung unmittelbar fortgesetzt werden.

Diese radiäre Streifung hätte unmöglich entstehen können, wenn die Cuticula ausschließlich auf eine Sekretion zurückzuführen wäre, wohl aber, wenn die äußeren Theile der Epithelzellen allmählich oder periodenweise chitinisirt werden. Dass das betreffende Gebilde sich so selten wahrnehmen lässt, muss davon abhängen, dass, obgleich die Grundlage der Cuticulabildung eine Chitinisirung von Epithelzellen ist, dennoch irgend eine Art Sekretion oder Bildung mehr lockerer Substanz stattfindet, die das Ganze zu einer homogenen Masse zusammenkittet. Ein solcher Vorgang muss auch aus dem Grunde stattfinden, weil die Epithelzellen mit ihren Spitzen nicht dicht zusammenstehen, sondern gewisse Zwischenräume unter sich lassen, welche bei der Cuticulabildung auf irgend eine Weise erfüllt werden müssen. Es braucht dies natürlich durch keine sehr leichtfließende Flüssigkeit zu geschehen, sondern nur dadurch, dass gerade so viel flüssigkeitsführende Substanz (= das Sekret) sich in der Chitinsubstanz bildet, dass die sich chitinisirende Epithelzellspitze durch deren Aufnahme hinreichend anschwillt, um sich mit den angrenzenden vereinigen zu können. Eine ausschließliche Chitinisirung der Epithelzelle kann diese nicht erweitern, und eine Art Sekretion findet also statt, sobald der chitinisirte Theil dicker als der lebende ist. Der Umstand, dass, wenn die Cuticula vom Bindegewebe losgerissen wird, die Epithelzellen zum größeren Theil derselben mitfolgen, muss ein Resultat der Chitinisirung der Zellen sein und dient also zur Stütze meiner Auffassung. Würde das Chitin ausschließlich durch Sekretabsonderung gebildet, so sollte die Verbindung mit den Epithelzellen eine so lose sein, dass theils bei einem Losreißen diese am Bindegewebe zurückbleiben müssten, theils dieses Losreißen so leicht vor sich gehen könnte, dass bei einem nicht allzu leisen Zerren am Thiere die Chitinhülle sich vom Stiele loslöste und das Thier mithin frei würde, was indessen gar nicht der Fall ist. Ferner lässt sich das Chitin beim Seciren eines Schnittes leichter in radiärer als in schräger Richtung zerreißen, was ja ebenfalls eine Stütze für meine Theorie von der Chitinbildung liefert.

Oft findet man im Chitin eine Art von Körnern (= die »gelben Körner«) eingelagert, die bisweilen größer und sogar tropfenähnlich sind (Taf. VII, Fig. 78; Taf. VIII, 85 u. 89 *gkr*). Sie sind in natürlichem Zustande gelb und färben sich intensiv mit Eosin, nicht aber mit Hämatoxylin und stimmen also hinsichtlich der Färbungsreaktion mit der äußeren Schicht der Cuticula überein. Auch Osmium schwärzt beide Gewebsschichten. Die Körner sind hauptsächlich derart eingelagert, dass sie in Schichten, die der koncentrischen Lagerung entsprechen, am dichtesten liegen; sie kommen aber auch mehr vereinzelt vor. Bald laufen die Körnerschichten basal in die Hautschicht aus (Taf. VIII, Fig. 91), bald scheinen einzelne Körner oder Tropfen wie mit dieser verschmolzen (Taf. VII, Fig. 78).

Nicht selten findet man im Chitin Epithelzellen eingebettet, die, vereinzelt oder in größeren oder kleineren Anhäufungen liegend, noch immer ihre Färbungsfähigkeit fast in eben so hohem Grade wie lebende Zellen beibehalten (Taf. VIII, Fig. 90 *ep''*). Man muss sich wohl dann denken, dass diese Zellen aus irgend einer Ursache es nicht vermocht haben, sich zu chitinisiren, und also zuerst von den Seiten her, dann von unten mit Chitin umgeben worden sind. Ob sie dabei in eben so hohem Grade wie die übrigen Zellen derselben Schicht von unten an Größe zugenommen haben und der untere Theil sein Chitinisirungsvermögen hat wieder bekommen können, oder ob sie sich an der Basis abgelöst haben und neue Zellen unter ihnen entstanden sind, oder ob es auf noch irgend eine andere Weise zugegangen ist, das ist nicht leicht zu entscheiden. Nur ihre Form hat eine Veränderung erlitten, indem sie von der umschließenden Masse zusammengepresst worden sind.

Außer diesen freilich nicht immer vorhandenen, aber doch, wenn ich so sagen darf, typischen Verhältnissen des Chitins will ich hier noch ein Gebilde hervorheben, das nicht selten zu finden ist. Dasselbe erscheint als radiäre, unregelmäßige Flammen, welche einer Sammlung von Spalten in hohem Grade ähnlich sind (Taf. VIII, Fig. 80). Da das Gebilde aber auf sowohl Längs- als Querschnitten durch die Cuticula von gleicher Beschaffenheit ist, so kann es sich hier nicht um abgeplattete Bildungen, sondern um runde, und also nicht um Spalte handeln. Übrigens, wenn Schnitte, in welchen die in Rede stehenden Bildungen vorhanden sind, wasserfrei gemacht und mit Äther oder Toluol durchtränkt werden, wonach man die resp. Flüssigkeit unter dem Deckglas verdunsten lässt, so dass der Verlauf unter dem Mikroskope kontrollirt werden kann, so stellt es sich heraus, dass sie, weit entfernt Höhlungen zu sein, vielmehr eine mindestens eben so feste Konsistenz haben wie das Chitin im Übrigen. Die Ursache und Weise ihrer Entstehung kann ich nicht erklären.

Betreffs der Bildung der äußeren Schicht des Stieles giebt es keine entscheidenden Anhaltspunkte. Am einfachsten wäre anzunehmen, dass sie auf dieselbe Weise wie das übrige Stielchitin gebildet wird. Ihre verschiedene Reaktion könnte solchenfalls etwa auf einer direkten Berührung mit dem Meerwasser beruhen. Hierfür spricht, dass auch diese Schicht am Ende des Stieles dicker als an seiner Basis ist und auch dass die Grenze zwischen den beiden Schichten an der Basis so schwer zu erkennen ist. Wenn ihre Bildung auf der Einwirkung des Meerwassers beruht, so wird man sich wohl leicht genug davon überzeugen können, indem man Theile dieser Schicht von den Stielen lebender Thiere entfernt und nach einiger Zeit Schnitte durch derart beschädigte Flecken untersucht. Haben diese dann eine Bedeckung von der Natur der äußeren Schicht bekommen, so wird die Sache ziemlich klar. Außer durch Chitinisirung der Spitzen der Epithelzellen kann man sich die Außenschicht ausschließlich durch Sekretbildung von den der Stielbasis am nächsten liegenden Epithelzellen entstanden denken. Dafür spricht die Ähnlichkeit ihrer Reaktion mit den tropfenähnlichen Bildungen im Chitin, welche ihrerseits kaum etwas Anderes als Sekretionsprodukte sein können.

Noch eine Chitinbildung — oder vielleicht Chitinmissbildung — ist hier zu erwähnen. Nicht selten finden sich, im Inneren des Bindegewebes gelegen, in der Nähe der Stielspitze und zwar gewöhnlich zwischen ihren Chitinverdickungen gerundete, häufig sphärische Chitinbildungen, die von Epithelzellen umgeben sind, welche den diese Chitinverdickungen bekleidenden am meisten ähneln. Ich habe diese Gebilde niemals mit der Stielcuticula zusammenhängend gesehen. Im Centrum der Sphären ist fast immer ein unregelmäßiger Körper vorhanden, ich kann jedoch nicht sicher entscheiden, was derselbe gewesen oder nunmehr ist. Das Chitin der Sphären ist gewöhnlich »homogenes Stielchitin«, hat aber doch mitunter eine oder mehrere scharf umgrenzte, lichtbrechende Schichten von einer durch

Eosin färbbaren Substanz, oder sie können ausschließlich aus solcher bestehen (Taf. VIII, Fig. 86—88).

Die Cuticula der Haftfädchen.

Wie das Epithel der Fädchen, obgleich eine direkte Fortsetzung desjenigen des Stieles, von diesem sehr verschieden ist, so ist auch ihre Cuticula von jener des Stieles verschieden. Die Hauptmasse besteht aus dünnen, koncentrischen Schichten feiner, längsgehender Fibrillen und ist gleich dem Chitin des Stieles mit einer dünneren Außenschicht bekleidet. Beim Seciren lässt sich die Fibrillensubstanz leicht zerzupfen und erscheint dann überaus fibrillär. Sie ist mehr oder weniger dunkel gelbbraun, färbt sich intensiv mit Eosin, aber gar nicht mit Hämatoxylin. Osmium macht sie noch dunkler und vermindert ein wenig ihre Eigenschaft, sich mit Eosin zu färben. Dass es sich um Fibrillen und nicht nur um dünne koncentrische Schichten handelt, sieht man am deutlichsten auf Flächenschnitten durch die Basis eines Fädchens (Taf. VIII, Fig. 100 *fbc*). Die Fibrillen sind nicht in jeder Schicht vollkommen gerade, sondern zumeist etwas wellig (Taf. VIII, Fig. 107). Sie sind ziemlich zähe und elastisch, wodurch die Fädchen gegen Zerreißen sehr widerstandsfähig werden, und die Fibrillensubstanz bildet eben den festen Theil des Fädchens. Allein dabei ist erforderlich, nicht nur dass das Fädchen selbst stark, sondern auch dass es an irgend einem festen Gegenstande gut befestigt ist, und bei dem Zustandebringen dieser Befestigung ist gerade die Außenschicht der thätige Theil des Fädchens. Diese bedeckt die Außenseite der Fibrillenschicht und ist von ganz anderer Beschaffenheit. Sie ist strukturlos, an der Außenseite mehr oder weniger uneben bis rauh und häufig mit fremden Bestandtheilen imprägnirt (Taf. VII, Fig. 65). Ferner ist sie hell, stark lichtbrechend, nicht zähe noch elastisch, dicker als die äußere Schicht des Stieles und nicht gefaltet. Sie ist nicht völlig homogen, denn die äußeren Schichten sind bisweilen dunkler, gehen aber ohne Grenze in die inneren über. Sie bedeckt das ganze Fädchen von seinem Austritt aus dem Stiele an ringsum, auch die Spitze selbst. Überall, wo das Fädchen während seines Wachsthums mit einem Gegenstande in Berührung kommt, wenigstens wenn er gegen denselben gedrückt oder geklemmt wird, legt sich die Außensubstanz, welche dann wohl noch etwas flüssig ist, in alle Unebenheiten hinein oder denselben entlang und befestigt in dieser Weise, wenn sie erstarrt ist, das Fädchen sehr stark an den betreffenden Gegenstand. Häufig sind Fädchen auch unter einander verklebt und zwar so, dass man auf einem Schnitte durch zwei solche die Grenze zwischen ihnen nicht sicher bestimmen kann. Am allerdeutlichsten tritt die weiche, plastische Konsistenz der Außenschicht hervor, wenn sich das Fädchen durch seine Fähigkeit, den Kalk aufzulösen (worüber Näheres im Folgenden), sich in Brachiopodenschalen hineinbohrt. »Diese bestehen« (VAN BEMMELEN **1**, p. 109) »hauptsächlich aus einer Schicht langer, platter Kalksäulchen, die in Bezug auf Außen- und Innenfläche eine sehr schräge Lage haben, und in dünnen, durchsichtigen Blättern zusammenhängen.« Diese Kalksäulchen sind von dünnen Häutchen organischer Substanz umgeben. Fig. 108, Taf. VIII zeigt, wie eine längsgeschnittene Fädchenspitze, die in einer Brachiopodenschale befestigt gewesen ist, aussieht, nachdem aller Kalk entfernt worden ist (vgl. auch Fig. 120—121, Taf. IX, die entsprechende Figuren einiger Haftpapillen von *Waldheimia* darstellen). Die Substanz ist hier in lange Fasern oder in kurze Leisten ausgeflossen, — je nachdem sie die Kalksäulchenschichten vom Ende oder von der Seite her getroffen — indem sie den durch den ausgelösten Kalk entstandenen leeren Raum ausgefüllt hat. Die leeren Häutchen von organischer Substanz, mit welchen die Kalksäulchen umgeben gewesen sind, haben das weitere Vordringen des Chitins verhindert. In diesen befestigenden Gebilden betheiligt sich niemals die Fibrillensubstanz.

Zwischen der Außenschicht und der Fibrillenschicht kommt häufig eine Substanz vor, die in ihrem Aussehen dem Stielchitin ähnlich ist und ungefähr auf dieselbe Weise wie dieses von den verschiedenen Farbstoffen tingirt wird (Taf. VII, Fig. 64 *hch*).

An der Basis der Fädchen ungefähr in gleicher Höhe mit dem Anfang der ältesten, d. h. äußersten Fibrillenschicht und außerhalb dieser bis an den Austritt des Fädchens aus dem Stiel selbst findet sich eine eigenthümliche Substanz, die den Fädchen angehört, obgleich sie nicht außerhalb der Oberfläche des Stieles auftritt (Taf. VII, Fig. 63 *kch*). Sie besteht aus einer oder zwei Substanzschichten, von der Oberfläche gesehen dicht an einander liegenden Kuchen ähnelnd (Taf. VIII, Fig. 100 *kch*). Auf einem Längsschnitte eines Fädchens sieht man, dass diese Kuchen mit einander zusammenhängen. Zwischen den Schichten, wenn es deren mehr als eine giebt, liegt häufig eine Substanz, die dem Stielchitin ähnlich sieht. Die Kuchen sind nach außen napfähnlich gewölbt, enthalten eine Anzahl feiner Körner und färben sich zwar mit Eosin, mit Hämatoxylin aber nicht. Diese Außenschicht ist rings um sämmtliche Fädchen, die ältesten (= die am meisten centralen) ausgenommen, vorhanden. Letztere zeigen dagegen eine andere Eigenthümlichkeit, indem sie etwas außerhalb des Stieles von einer, wie es scheint, direkten Fortsetzung eines wirklichen Stielchitins bekleidet sind (Taf. VIII, Fig. 104 *cut*).

An demjenigen Theile des Fädchens, der innerhalb des Stieles liegt, giebt es zwar nach außen eine scharfe Grenze sowohl zwischen den Fibrillen- als zwischen den Kuchenschichten und das Stielchitin; allein eine bestimmte Grenze zwischen der Fibrillenschicht und den gleichzeitig gebildeten, d. h. in der Längsrichtung der Fibrillenschicht liegenden Schichten des Stielchitins besteht nicht. Sogar an Präparaten, die mit Hämatoxylin und Eosin, welche Farbstoffe jeder nur eine Substanz färben, tingirt worden sind, verliert sich die rothe Fibrillensubstanz vollständig in dem blauen Stielchitin. Auch beginnt die Fibrillenbildung nicht an einer gewissen Linie ringsum, sondern in der einen Schicht ragen die Fibrillen, in der anderen das Stielchitin weiter hervor, so dass die verschiedenen Substanzschichten abwechselnd in einander eingreifen (Taf. VII, Fig. 77; Taf. VIII, Fig. 104). Auf den mit Eosin-Hämatoxylin gefärbten Längsschnitten durch Stielspitzen sieht man häufig da, wo eine Fädchenbasis median getroffen ist, dass einige Schichten des sonst blaugefärbten Stielchitins dem Fädchen zunächst roth sind und mit einer blaurothen Abstufung nach außen. Es hat den Anschein, als hätte ein Theil desjenigen Stoffes, welcher für die Farbenreaktion maßgebend ist, sich von der Fibrillenschicht ins Chitin hinaus verbreitet. Fig. 77, Taf. VII dürfte dies einigermaßen veranschaulichen, obwohl die Farben nur durch Abschattirung angedeutet sind (vgl. des Näheren die Erklärung der Abbildung).

Reaktionen der Cuticula gegen Säuren und Alkalien.

Auch in anderen Hinsichten als in der Färbung zeigen die einzelnen Cuticularbildungen eine sehr verschiedene chemische Beschaffenheit. Wenn man einen Stiel sammt den darin befestigten Fädchen eine Weile in verdünnter Salzsäure kocht, so löst sich alles Stielchitin, während die Fibrillensubstanz der Fädchen nur etwas aufquillt, wobei die Außenschicht häufig zu Ringen zerspringt. Zuerst hängen die Fädchen an ihren Basen zusammen, allein auch dieser Zusammenhang löst sich beim fortgesetzten Kochen. Die Fibrillensubstanz behält nach dem Auswaschen zum Theil ihre Affinität für Eosin, verliert aber ihre Elasticität und Zähigkeit. Kocht man dagegen einen solchen Stiel in Kalilauge, so wird das Resultat ein fast entgegengesetztes. Dann bleiben das Stielchitin sowie die Außen- und Kuchenschichten ungelöst zurück, während der größere Theil der Fibrillensubstanz aufgelöst wird. Die äußere Schicht des Stieles wird von Kalilauge nicht gelöst. Wie sie sich der Salzsäure gegenüber verhält, habe ich nicht entscheiden können, da, wenn das übrige Stielchitin aufgelöst worden ist, es wohl kaum möglich wäre, die dünne, auch wenn sie übrig wäre, nunmehr überdies durchsichtige Außenschicht aufzufinden. Das Stielchitin, dessen Form bei der Kalilaugebehandlung sich nur wenig verändert, wird jedoch zerbrechlicher und bekommt eigenthümlicherweise nach dem Auswaschen die Eigenschaft, sich mit Eosin, wenn auch nicht besonders stark, zu färben. Also reagiren das Stielchitin und die Fibrillensubstanz der Fädchen auf entgegengesetzte Weise gegen Alkalien resp. Säuren, während die Außenschicht der Fädchen von keinem dieser Reagentien aufgelöst wird. Kali- und Natronlauge wirken unter einander auf dieselbe Weise, eben so Salz- und Salpetersäure. Königswasser löst alle Chitinschichten vollständig auf. Kalte Reagentien wirken auf dieselbe Weise wie heiße, aber nicht so kräftig und schnell.

Über die Entwicklung der Haftfädchen.

Das Längenwachsthum der festen Substanz (= des Chitins oder der Cuticula) der Fädchen geschieht in der Spitze, d. h. distal, und dies ist für das Vollziehen der Funktion der Fädchen — das Befestigen des Thieres — offenbar nothwendig. Diese Aufgabe lässt sich in zwei theilen: 1) das Befestigen des Thieres an der Unterlage — vorzugsweise aktive Arbeit — und 2) das Festhalten des Thieres an der Unterlage — passive Arbeit. Für beide Fälle eignet sich das Spitzenwachsthum. Was das aktive Befestigen betrifft, so ist es einleuchtend, dass gerade die Spitze des Fädchens das Befestigen ausführen muss, und dass sie dabei, um diesen Dienst gehörig verrichten zu können, so plastisch wie möglich sein muss, wie sie dies denn auch während ihrer Entstehung in höherem Grade als nach deren Aufhören ist. Nun kann sie erst an einer Stelle haften und dann allmählich von einer zur anderen fortsetzen. Fände das Wachsthum an der Basis statt, so müsste diese nothwendig weniger widerstandsfähig sein und das Fädchen dort beim Ziehen leicht zerreißen, während dagegen, wenn die wachsende Spitze beschädigt wird, sich dies leichter und schneller ohne großen Verlust an Material dadurch repariren lässt, dass ein neuer Zuwachspunkt gebildet wird; sobald das Fädchen sich einmal befestigt hat, so ist es überall stark.

Die Dicke, welche die Fädchen zur Zeit der Anlegung besitzen, behalten sie fortan. Die Cuticula nimmt zwar an Dicke zu, aber durch Apposition von innen her, und ohne dass die äußeren Schichten erweitert werden, dafür vermindert sich das Volumen des Bindegewebes im Inneren des Fädchens. Nur in vereinzelten Fällen ändert sich der Diameter des ganzen Fädchens, indem es sich verschmälert oder bisweilen sogar dicker wird (Taf. VIII, Fig. 103). Diese Ausnahmen dürften davon abhängen, dass der Zuwachspunkt beschädigt oder die Nahrungsverhältnisse in erheblicherem Maße verändert werden oder dass andere Unregelmäßigkeiten auftreten.

Junge (= im Wachsthum begriffene) Fädchen und Fädchenspitzen sind viel heller als ältere, weil in jenen die braune Fibrillensubstanz sich noch nicht entwickelt und dem Ganzen bis jetzt keine Farbe verliehen hat, sie sind desshalb sogar mit Hilfe nur einer Lupe leicht zu unterscheiden. An der Mehrzahl der Stiele sind wenigstens einzelne Fädchen in Anlegung oder im Wachsthum begriffen und diese Erscheinungen scheinen nicht auf eine bestimmte kürzere Jahreszeit beschränkt zu sein. Ich habe Thiere, bei denen einige Fädchen in lebhaftem Wachsthum begriffen waren, in den Monaten April, Mai, Juni, Juli und August wahrgenommen; Individuen, sicher in anderen Monaten als in diesen eingesammelt, haben mir nicht zu Gebote gestanden. Die größte Anzahl auf einmal in Anlegung begriffener Fädchen, die ich je an einem und demselben Individuum gesehen habe, betrug drei Stück. Da es aber ohne vollständige Schnittserien durch Stiele, die mit mehreren solchen Fädchen versehen sind, schwer zu konstatiren ist, ob nicht deren noch mehr gleichzeitig vorhanden sind, und da ich zu diesem Zwecke solche Stiele nicht habe aufopfern wollen, so kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob nicht etwa noch mehr derselben sich zu gleicher Zeit anlegen können. Indessen beläuft sich die gewöhnliche Zahl, die auf einmal angelegt wird, auf ein oder zwei Fädchen. Da es außerdem recht häufig vorkommt, dass man gar keines in Anlegung begriffen findet, so dürfte anzunehmen sein, dass nicht hinreichend viele Fädchen sich entwickeln könnten — die Gesammtzahl kann bis über 100 betragen — wenn die Anlegungszeit nicht auf den größeren Theil des Jahres vertheilt wäre. Was das Wachsthum der Fädchen betrifft, so ist es hinsichtlich seiner Erscheinungen, wie wir späterhin sehen werden, der Anlage so ähnlich, dass ich annehmen muss, dass es unter denselben Bedingungen und zu denselben Zeiten wie diese vor sich geht, wenn es auch länger fortdauert. Dass junge Fädchenspitzen häufiger als Fädchenanlagen sind, liegt in der Natur der Sache. Sowohl junge Fädchenspitzen als junge Fädchen sind an der Peripherie des Fädchenbündels zu suchen, da, wie wir wissen, ihre Anlegung centrifugal verläuft.

Wenn sich ein Haftfädchen bilden soll, werden die Epithelzellen des Stieles an der Anlegungsstelle verlängert und gleichzeitig gerathen die darunter liegenden Bindegewebszellen in lebhaftere Thätigkeit (Taf. VI, Fig. 25). Die Anzahl letzterer Zellen im Verhältnis zum Volumen der Bindesubstanz wird gesteigert und diese Substanz wird verdrängt oder zum Theil von den Zellen aufgelöst (Taf. VI, Fig. 20). Die Streifung der Epithelzellen verschwindet, mit ihren Enden — wenigstens den äußeren (Taf. VI, Fig. 27 *a*) — rücken sie näher an einander, und in ihren Spitzen sammelt sich eine große Menge kleiner, gelber, durch Eosin färbbarer Körner, den früher erwähnten, in den Zellen vorkommenden ähnelnd. Allmählich senken sich die sich immer mehr verlängernden Epithelzellen in Form eines gerundeten Fortsatzes in die Cuticula hinein, und der hinter ihnen entstandene Raum wird von dem nachfolgenden Bindegewebe eingenommen, das dem gewöhnlichen Fädchenbindegewebe ähnlicher wird, und dessen Zellen mit dem Epithel in enge Verbindung kommen. Wenigstens scheinen oft Zellengänge gleichsam direkt in dieses zu münden (Taf. VIII, Fig. 93 u. 98). Nach und nach setzt sich rings um die derart gebildete Fädchenanlage die oben erwähnte Schicht »kuchenähnlicher« Substanz ab (Taf. VI, Fig. 27 *kch*) und erst wenn die Stielcuticula fast durchbrochen ist, fängt die Bildung der Fibrillensubstanz an. Die Epithelzellen, welche diese bilden, sind indessen wiederum niedriger und von mehr lockerem Aussehen, anfänglich mitunter gerundet und in ein paar Schichten liegend (Taf. VII, Fig. 63 *ep'*).

Wie bereits früher gesagt, legen sich die Fädchen an der Grenze zwischen dem centralen und dem peripheren Bindegewebe an, und zwar so, dass die Fädchenanlage nur auf dem peripheren ruht. Die Ursache dazu mag etwa sein, dass die periphere Bindesubstanz eine andere chemische Beschaffenheit als die centrale hat und während der Bildung des Fädchens durch die Thätigkeit ihrer Zellen zum Theil aufgelöst wird und dem Fädchen Nahrung liefert, wonach an deren Stelle faseriges (centrales) Bindegewebe entsteht, welches, weil wegen des geraderen Verlaufes seiner Zellengänge besser leitend, in einem vorgeschritteneren Stadium, wo das Fädchen eine gleichmäßige und ununterbrochene Nahrungszufuhr nöthig hat, mehr geeignet ist.

Fig. 28 und 30, Taf. VI zeigen mediane Längsschnitte durch wachsende Fädchenspitzen. Zu äußerst ist das gleichdicke Fädchen von der Außenschicht bekleidet, die nach innen oft in die vorher besprochene homogene Zwischenschicht übergeht (Taf. VI, Fig. 30 *hch*). Die Außenschicht bekleidet die ganze Fädchenspitze. Die Fibrillenschicht ist das innerste aller Cuticulargebilde und reicht verschieden weit an verschieden stark wachsenden Fädchen. Erst wenn das Wachsthum zu Ende ist, reicht sie bis an die Spitze. Innerhalb der Fibrillenschicht liegt das Epithel, welches in dem fertigen Fädchen (Taf. VII, Fig. 64—65) ziemlich niedrig, gegen die Stielspitze allmählich höher wird und sodann häufig ganz plötzlich sich noch mehr vergrößert (Taf. VI, Fig. 29). Unter der Spitze selbst erreichen die Epithelzellen ihre größte Entwicklung und sind besonders dort zum größeren oder geringeren Theil mit feinen Körnern erfüllt und ähneln den entsprechenden Zellen im Durchbruchstadium. Namentlich gegen die Mitte des Epithels der Fädchenspitze sammeln sich die Bindegewebszellen und stehen dort in deutlicher und starker Verbindung mit den Epithelzellen, so dass das Bindegewebe auch an mit freier Hand gefertigten, nicht auf den Objektträger aufgeklebten Schnitten ziemlich fest an dem Epithel an dieser Stelle haftet. Mitunter scheinen sie, wie auch im Durchbruchstadium, an diesem Punkte mit dem Epithel in einer so engen Verbindung zu stehen, dass es manchmal sogar den Anschein hat, als wanderten sie in das Epithel hinein (Taf. VI, Fig. 28 *zz*). Bisweilen ist das Epithel hier ziemlich niedrig; die Zellen, welche man dann findet, sind zum Theil mehr gerundet und ohne irgend welche deutliche Ordnung dichter angehäuft (Taf. VI, Fig. 24). Wenn das Fädchen in lebhaftem Wachsthum begriffen ist, so ist die Cuticula in der Spitze selbst bisweilen eine höchst unbedeutende oder fast keine, gleichviel wie das Epithel beschaffen ist (Taf. VI, Fig. 30).

In der Hauptsache ist, wie wir sehen, die Fädchenspitze gleich, sei es, dass sie die Stielcuticula durchbohrt hat oder nicht. Die wesentlichen Verschiedenheiten, welche vorhanden sind, lassen sich immer auf verschiedenartige äußere Einflüsse zurückführen. Die Kuchenschicht in dem einen Falle entspricht der Außenschicht in dem anderen.

Oben wurde nachgewiesen, dass das eigentliche Stielchitin von

Epithelzellen gebildet wird, und zwar wenigstens hauptsächlich durch Chitinisirung der eigenen Substanz dieser Zellen. Die Cuticula der Fädchen bildet sich freilich aus einem Epithel, das aus dem des Stieles stammt und unmittelbar in dasselbe übergeht, allein sie ist nichtsdestoweniger von der des Stieles erheblich verschieden. Dies deutet auf eine wenigstens in irgend einer Hinsicht verschiedene Bildungsweise hin. Was die Epithelzellen der Spitze betrifft, so ist es ja von vorn herein wahrscheinlich, dass sie wenigstens im Wesentlichen vor und nach dem Durchbruch des Fädchens aus dem Stiele auf dieselbe Weise fungiren, und im ersteren Falle ist es offenbar, dass sie keine Cuticularsubstanz durch Chitinisirung ihrer eigenen absondern können, da solchenfalls eine Verdickung der festen Substanz einschließlich des Stielchitins stattfinden müsste, was ja den Durchbruch des Fädchens verhindern würde. Was die äußere Schicht der Fädchen betrifft, so wird man außerdem durch ihre Fähigkeit, sich nach den umgebenden Gegenständen zu formen, zu der Annahme genöthigt, dass sie in Gestalt eines Sekretes gebildet wird. Also muss derjenige Cuticulartheil, der von diesen Zellen her erzeugt wird — d. h. die Kuchensubstanz und die Außenschicht des freien Fädchens — durch eine Sekretbildung entstehen. Dieses Sekret löst das Stielchitin auf und verleibt sich dasselbe ein, vermuthlich im Zusammenhang mit einer Verdichtung der festen Substanz. Das derart gebildete Produkt macht die Kuchenschicht aus. Diese auflösende Fähigkeit könnte möglicherweise in irgend einem Zusammenhange mit den soeben erwähnten Körnern stehen, die allzu reichlich vorkommen, als dass sie keinen besonderen Zweck hätten. Nicht unwahrscheinlich ist solchenfalls, dass die gelben, größeren oder kleineren, durch Eosin färbbaren Bildungen, die hier und da im Stielchitin vorkommen, dadurch entstanden sind, dass ähnliche Körner außer Ordnung in Epithelzellen gebildet, von diesen am Chitin abgegeben worden sind, einen Theil der Substanz derselben um sich aufgelöst haben und in derselben eingebettet worden sind. Ob diese Körner mit den in den Bindegewebszellen vorkommenden identisch sind oder nicht, kann ich nicht entscheiden.

Dass auch die Fibrillensubstanz durch keine Chitinisirung der Spitzen der Epithelzellen entstanden sein kann, ergiebt sich aus ihrer Struktur und noch deutlicher daraus, dass das Epithel an der Cuticula gar nicht festsitzend ist, wesshalb es beim Präpariren fast immer von dieser wegfällt. Wie die faserige Struktur entsteht, ist nicht leicht zu sagen, ich nehme jedoch an, dass sie auf irgend einer

Erstarrungserscheinung bei ihrer Bildung beruht, welche letztere solchenfalls in einer Sekretion bestehen würde. Da die schichtenweise liegenden Fibrillen viel länger und schmäler sind als die Absonderungsflächen der Epithelzellen und mehr oder weniger unregelmäßig liegen, so lässt sich wohl kaum eine andere Entstehungsweise denken.

Wenn man die Verhältnisse, welche ich hier oben nachgewiesen habe, zusammenstellt, nämlich die Fähigkeit der Fädchen, in Kalkschalen hinein und durch das Stielchitin heraus zu dringen, die Löslichkeit resp. Unlöslichkeit der verschiedenen Chitinarten in Alkalien und Säuren sowie die an Identität grenzende Ähnlichkeit zwischen wachsenden und in Anlegung begriffenen Fädchenspitzen, so muss man zugeben, dass es sehr nahe liegt zu vermuthen, dass das Sekret der Epithelzellen irgend eine Säure enthalten muss. Und dieses Sekret ist gerade die Außenschicht der Fädchen. Wir haben schon gesehen, wie dieselbe sich in Gestalt feiner Fasern in frische, lebende Brachiopodenschalen hineinfrisst, wobei sie, die organische Substanz vermeidend und die unorganische wegnehmend, den Platz letzterer einnimmt oder, bei der Bildung neuer Fädchen das Stielchitin auflösend, durch dasselbe hervordringt. In beiden Fällen löst die Außenschicht Substanzen auf, die in denselben Stoffen, Säuren, löslich sind. Wahrscheinlich ist auch, dass dieses Sekret ein saurer, chitinhaltiger, mehr oder weniger halbflüssiger Stoff ist, der sowohl Kalk als Stielchitin auflösen und in sich aufnehmen kann. Anders ist es unmöglich zu erklären, wie beim Eindringen eines Fädchens in die Kalkbildung der Kalk besonders von denjenigen Stellen verschwinden kann, wo nur die feinsten Chitinfortsätze der Fädchen hervordringen, und wo also keine Zellen, sondern nur ihre Ausscheidungsprodukte arbeiten können.

Was die Bildung der Säure im Chitin betrifft, so könnte man sich, wie oben gesagt, ihren Verlauf auf die Weise denken, dass die mehrmals erwähnten gelben Körner etwa eine solche enthielten, und dass diese sich durch das übrige Sekret der Epithelzellen, welches, an sich selbst chitinhaltig, sich nunmehr eine Säure einverleiben könnte, auflösen würden. Wenn dies richtig ist, so könnte man die Anwesenheit der Körner erklären, welche an anderen Stellen des Chitins vorkommen; dort sollten sie dann außer Ordnung auftreten und in einer allzu geringen Menge vorhanden sein, um in nennenswerthem Maße einzuwirken; nur könnten sie sich mit einem Tröpfchen gesäuerten Chitins umgeben. In dieser Beziehung stimmen ihre Farbe und Färbungsreaktionen, die denen desjenigen Chitins ähnlich sind, welches während seiner Bildung sauer ist.

Früher oder später hört das Wachsthum der Fädchen auf und dergleichen »erwachsene« ältere Fädchen können in ihrem Aussehen sehr verschieden sein. In den meisten Fällen sind dann das Bindegewebe und das Epithel mehr oder weniger degenerirt; sie sind nämlich nunmehr nicht nothwendig, da die Cuticula allein die jetzt rein passive mechanische Funktion übernimmt. Sehr allgemein ist die in Fig. 106, Taf. VIII dargestellte Form, welche dadurch charakterisirt wird, dass das Lumen, das weiter unten im Fädchen ziemlich schmal ist, an der Spitze selbst bedeutend weiter wird. Dies ist der Fall, wenn das Längenwachsthum plötzlich aufhört, das Absondern der Fibrillensubstanz aber sich normal fortsetzt, ohne dass die Spitze, in der keine Fibrillensubstanz absondernden Zellen enthalten sind, erfüllt wird. Die Fädchenspitze kann dabei ihrer äußeren Form nach sehr abwechselnd sein. In anderen Fällen hingegen ist das normale Lumen auf einer längeren oder kürzeren Strecke mit Chitin erfüllt worden, und zwar mit oder ohne einen übrig gebliebenen schmalen Rest (Taf. VIII, Fig. 101 u. 105). In diesem Falle hat die weiche Substanz fortgefahren, Chitin zu erzeugen, und da kein Wachsthum nach vorn stattgefunden hat, zurückweichen müssen. Dabei kann das Spitzenchitin entweder »homogen« oder mehr oder weniger deutlich geschichtet oder sogar fibrillär sein, je nachdem die eine oder die andere Art Chitin in überwiegender Menge abgesondert worden ist (Taf. VIII, Fig. 97, 99, 101 u. 105). Eine häufige Endigungsweise eines Fädchens ist, dass es durch Befestigen an einem harten Gegenstand trichter-, fuß- oder hufförmig ist (Taf. VIII, Fig. 95—96). Die vorderste, solchenfalls mehr oder weniger platte Fläche ist bald nur mit der äußeren Schicht bekleidet, während die Wände bis an diese mit einer gleichdicken Schicht von Fibrillensubstanz versehen sind, bald findet sich darüber eine Schicht anderer Chitinsubstanz; häufig bleibt die Chitinbekleidung der Spitze an der Unterlage festsitzen, wenn das Fädchen losgerissen wird (Taf. VIII, Fig. 96). Bisweilen kommt es wohl vor, dass der Zuwachspunkt an einer solchen erweiterten, befestigten Spitze, da er nicht weiter gerade vorwärts gelangen kann, sich, anstatt abzusterben, nach der Seite umbiegt und also sein Wachsthum fortsetzt (Andeutungen dazu sind in Fig. 95 u. 96 zu sehen). In ähnlicher oder anderer Weise kann natürlich eine Menge Formen entstehen (mehrere Figuren auf Taf. VIII).

Wenn ein Fädchen zerreißt, so kann das Epithel einen neuen Zuwachspunkt bilden, wenigstens wenn das Fädchen sich noch in voller Lebenskraft befindet, wie aus den Fig. 92 u. 105, Taf. VIII hervorgeht (siehe des Näheren die Erklärung der Abbildungen). Dass sich die Fädchen verästeln können, ist früher erwähnt worden, und es geschieht dies gar nicht selten. Es lässt sich auch leicht denken, wie dies zugehen kann. Irgend ein harter, kleiner Gegenstand zum Beispiel liegt der Fädchenspitze im Wege und dann theilt sich diese nach zwei oder drei Richtungen. Fädchen mit mehr als drei Ästen habe ich nicht gesehen. Jeder Ast wächst selbständig.

Dass junge Individuen, wie Morse (**18**) richtig bemerkt, so lose befestigt sind, dürfte davon abhängen, dass, wenn sich das Thier zuerst befestigt, es sich nur festkleben kann, da es wohl kaum anzunehmen ist, dass ein Fädchen ohne einen stützenden Ausgangspunkt in Kalk eindringen oder sich an andere Gegenstände gut anschmiegen kann. Erst das zweite Fädchen und sodann die übrigen der Reihe nach können mehr oder weniger die mechanische Kraft verwerthen, die in ihrem eigenen Wachsthum liegt, wenn sie vom Stiele aus, als ein fixer Punkt betrachtet und zwar in einem gewissen Abstande von der Unterlage durch das oder die ersten Fädchen fixirt, wachsen.

Waldheimia cranium (Müller).

(Taf. IX, Fig. 109—131.)

Allgemeine Organisation des Stielapparates.

Der Stiel ist im Verhältnis zur Größe des Thieres etwas kleiner als der von *Terebratulina*. So waren z. B. bei einem Exemplar mit gut entwickeltem Stiele die Bauchschale 27×23 mm lang und breit und der Stiel 5 resp. 2 mm, wobei außerdem zu bemerken ist, dass *Waldheimia* im Verhältnis zu ihrer Länge viel breiter und auch dicker ist als *Terebratulina*. Dafür ist aber der größere Theil der Schale um so dünner und folglich leichter. Die Stielspitze ist mehr oder weniger erweitert, mit einer abgeplatteten Haftfläche, die, wenn an Kalkunterlage befestigt, mit kurzen, höchstens $1/3$ mm langen, den Fädchen von *Terebratulina* homologen Papillen besetzt ist (Taf. IX, Fig. 111—113 u. 119—120 *fd*). Diese sowie der distale Theil des Stieles sind bei älteren Individuen gelb-dunkelbraun, übrigens ist der Stiel wie bei den anderen Formen undurchsichtig weiß. Der Bulbus ist gewöhnlich nicht besonders groß. Bei dem kleinsten

Individuum, das ich von *Waldheimia* erhalten habe — das Exemplar $1/2$ mm lang — war der Stiel kurz und zeigte eben so wenig wie bei Jungen von *Terebratulina* Spuren weder einer Höhlung noch einer Verlängerung im Sinne des *Lingula*-Stadiums von MORSE (**18**) (Taf. IX, Fig. 109).

Die Kapsel (Taf. IX, Fig. 113—118) weicht wesentlich von dem ab, was wir bei *Terebratulina* gesehen haben. Ihr Rand reicht nur an der dorsalen Seite bis an den hinteren Schalenrand und ein vollständiger Mündungsring fehlt demnach. Das ventrale überragende Schalenstück muss dafür die Stelle des fehlenden Kapseltheiles vertreten (Taf. IX, Fig. 111 u. 114 *frs*). In die Kapsel gerathen in Folge dessen fremde Körper leichter hinein, deren schädliche Einwirkung wiederum dadurch vermindert wird, dass die Kapselwände dicker sind und zum Theil von einer ansehnlichen Chitinschicht geschützt werden. Gewissermaßen dürfte wohl dabei der Umstand mitwirken, dass die Stielspitze erweitert ist; wenn das Thier den Stiel einzieht, schließt dieser folglich die Mündung der Kapsel ziemlich gut zu. Die dorsale Kapselwand ist besonders kräftig entwickelt und an jungen Individuen verhältnismäßig stärker (Taf. IX, Fig. 111 u. 118). Die ventrale Wand weicht, wie aus Fig. 114, Taf. IX ersichtlich ist, höchst bedeutend von dem ab, was wir bei *Terebratulina* kennen gelernt haben. Die Bauchschale läuft ohne sich merklich zu verschmälern und ohne irgend welche komplicirte Wachsthumsform gleichmäßig in die hintere Spitze hinaus; die Kapselwand hört gewöhnlich in weniger als der halben Entfernung von ihrer Basis zum Ende der Schale auf. Der abgerundete hintere Rand der Kapselwand (Taf. IX, Fig. 115) wird von einer recht ansehnlichen Chitinschicht bekleidet, die sich an der Schalenseite ein Stück nach der Umbiegung verschmälert und an einer Stelle (α) verschwindet, wo die Epithelzellen bedeutend größer als die ringsum liegenden sind und offenbar eine besondere Aufgabe haben. Dem überragenden freien Schalentheil, der nicht dünner als die übrige Schale ist, fehlt es gänzlich sowohl an Epithel als an Bindegewebe. Sogar die kleinsten der von mir untersuchten Exemplare — die ganze Länge des Thieres weniger als 1 mm — zeigen dieselbe Bildung, nur dass der Kapselrand auf Längsschnitten nicht gerundet ist, sondern in einer Spitze endigt, die an der Schale hinauszulaufen scheint (Taf. IX, Fig. 111 u. 117). An älteren Individuen ist es auch makroskopisch sehr deutlich zu erkennen, dass die ventrale Schale am Hinterende successive abgenutzt wird. Es geschieht dies bei der Reibung gegen die Befestigungsunterlage. Dass dies ebenfalls bei jungen Individuen der Fall sein muss, geht auch daraus hervor, dass der »nackte« Schalentheil immer vorhanden, aber an jungen Individuen dünner als an alten ist und in Ermangelung eines Epithels nicht weiter verdickt werden kann. Da nun die Schale auf keine Weise nach hinten wachsen kann, muss also die Bindegewebsmasse im Verhältnis zur Schale versetzt werden; jedoch nicht die Epithelzellen, da man sich diese wohl kaum versetzbar denken kann, weil, wenn dies der Fall wäre, die Verbindung zwischen ihnen und der Schale eine allzu lose würde. Wahrscheinlich geschieht das Versetzen in der Weise, dass bei den eben erwähnten Zellen (Taf. IX, Fig. 116 α) die am nächsten liegenden schalenbildenden Epithelzellen sich successive verändern, so dass sie ihre frühere Rolle einbüßen und zu solchen Zellen wie die bei α gelegenen umgewandelt werden. Möglicherweise geht ihrerseits wenigstens ein Theil letzterer in die chitinbildenden Zellen am benachbarten Theil der Kapsel einigermaßen über, da das Chitin sich nach diesen zu verschmälert und es auch keine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Arten von Zellen giebt. Da nun diese Bindegewebsbildungen sich an der Aboralseite allmählich von der Schale loslösen und an der Oralseite an Größe zunehmen, so müssen sie ja im Verhältnis zur Schale versetzt werden. Schalenmuskeln und andere bezüglich ihrer relativen Lage zur Schale und in der Körperwand fixe Organe müssen auf ähnliche Weise versetzt werden, indem sie an der Oralseite wachsen und an der entgegengesetzten mehr oder weniger resorbirt werden. Ein ähnliches Versetzen findet außerdem auch bei *Terebratulina* und den übrigen Formen statt. Da z. B. der Abstand zwischen β und γ in der Textfigur[1] 6 sich absolut vergrößert und außerdem der Punkt β durch das von innen verlaufende Dickenwachsthum des Schalenhackens in der Richtung gegen γ versetzt wird, so ist es offenbar, dass γ in derselben Richtung, aber schneller als β versetzt wird; und ein Ähnliches wird das Verhältnis zwischen den Punkten γ und δ, etc. In der Hauptsache muss ja das Verfahren beim Versetzen bei beiden Formen das nämliche sein, wenn es auch bei *Terebratulina* wegen der langsameren Abnutzung des dort dickeren hinteren Schalenendes etwas langsamer vor sich gehen dürfte, falls dies nicht etwa von einem schnelleren Wachsthum der Schale dieser Form aufgewogen wird. Zellen, die den so eben erwähnten bei *Waldheimia* an den Übergangsregionen vorhandenen vergleichbar wären, habe ich bei *Terebratulina* nicht gefunden, auch sind ja solche nicht nöthig, da bei dieser von einer Veränderung der Funktion der Zellen keine Rede sein kann.

---

[1] Die Textfiguren sind an einer Stelle, p. 234, eingefügt.

In der Hauptsache stimmt die Muskulatur mit der von *Terebratulina* überein, nur kleinere Abweichungen bestehen, z. B. dass die Muskelfasern der Musculi adjuvatores ventrales an der Sehne nicht so hoch und an der Kapsel selbst gar nicht oder doch nur wenig hinaufgehen. Auch die gegenseitige Lage und Größe der Muskeln ist etwas verschieden.

Das Bindegewebe.

Das Stielbindegewebe (Taf. IX, Fig. 125—127) ist von sehr lockerer Konsistenz und dürfte für die Festigkeit des Stieles nicht viel zu bedeuten haben; diese scheint vielmehr fast ausschließlich von der Beschaffenheit der Cuticula bedingt zu sein. Der Unterschied in der Festigkeit dieser beiden Gewebe ist viel größer als bei *Terebratulina* und hat zur Folge, dass die Cuticula bei der Fixirung häufig eingestülpt wird und das Bindegewebe zusammenpresst, so dass dieses im Allgemeinen mehr oder weniger deformirt wird. Auch erweist sich beim Seciren der weitaus größte Theil des Bindegewebes völlig so locker oder lockerer als das centrale Bindegewebe von *Terebratulina*; nur der Bulbus (Taf. IX, Fig. 114), der etwas kleiner als bei dieser ist, übrigens aber hauptsächlich dieselbe Beschaffenheit hat, ist hart und fest; doch sind auch hier nur die Balken fest, die übrige Masse dagegen locker. Die periphere Region ist unbedeutend und hat sich wenig differenzirt. Das in den Haftpapillen befindliche Bindegewebe unterscheidet sich nicht sichtbar von dem des übrigen Stieles.

Was die Struktur des Stieles im Übrigen betrifft, so sind alle Zellenelemente kleiner als diejenigen von *Terebratulina* und die Zellengänge im Allgemeinen gerader und unverzweigt. Nur gegen die Peripherie anastomosiren sie etwas reichlicher, allein sie haben auch dort eine entschiedene, mehr oder weniger streng radiäre Richtung. Dort und im Bulbus finden sich bisweilen außer den gewöhnlichen auch deutlich sternförmige, anastomosirende Zellen (Taf. IX, Fig. 130—131). Im Allgemeinen scheinen die Bindegewebszellen weniger differenzirt als bei *Terebratulina* und meistentheils lässt sich keine Membranbildung sehen. Sonst liegen sie in gewöhnlichen Kanälchen in einfachen Reihen oder mehrere neben einander (Taf. IX, Fig. 129). Durch die Lockerheit und Formbarkeit (auch bei der

Fixirung) der Zwischensubstanz werden die Gänge sowohl in der Mitte als in der Peripherie zusammengedrückt, so dass gar oft nur die Zellkerne die Wände aus einander halten. Dadurch bekommen sie häufig ein ganz anderes Aussehen als in der Wirklichkeit. Die Zwischensubstanz ist im centralen Theile deutlich fibrillär (Taf. IX, Fig. 127), in der dünnen peripheren Schicht mehr homogen (Taf. IX, Fig. 126). Die bei schwacher Vergrößerung sichtbaren, scheinbar langen, dunklen, stark lichtbrechenden Bänder (Taf. IX, Fig. 125 *zz* stellen sich bei Verwendung stärkerer Vergrößerung als Zellenreihen heraus, die dunkel sind, weil die gefärbten, dicht geordneten Kerne durchleuchten. Diese Zellenreihen sind oft wie auch bei *Cistella* gegen die Haftpapillen gerichtet und erstrecken sich in dieselben hinein (Taf. IX, Fig. 135).

Die traubenförmigen Bläschenhäufchen.

Besonders bemerkenswerth ist die Beschaffenheit und das Auftreten der Bläschenhäufchen. Aus dem Grunde, dass die Bindegewebszellen klein sind, sind auch die die Häufchen bildenden Bläschen klein, dafür aber in jedem Häufchen zahlreicher vorhanden. Die einzelnen Bläschen liegen auf den Präparaten nicht dicht an einander, sondern scheinen in irgend einer Substanz eingebettet zu sein. Es ist mir niemals gelungen, bei *Waldheimia* ein Bildungsstadium der Bläschenhäufchen zu beobachten, jedoch kann man wohl mit Sicherheit annehmen, dass sie auf dieselbe Weise wie bei *Terebratulina* gebildet werden, da sie deutlich dieselbe Grundbeschaffenheit und dasselbe Auftreten zeigen. Sie können fast überall im Bindegewebe, nur nicht im Bulbus, vorkommen, am zahlreichsten sind sie aber nahe der Peripherie eben da, wo, wie wir später sehen werden, die auf jeder Stelle äußerste Schicht der Fibrillenschicht der Cuticula in Anlegung begriffen ist (Taf. IX, Fig. 125 *sp*). Die benachbarten Bindegewebskanälchen sind gegen diesen Punkt gerichtet und also auch die in ihnen liegenden und von ihnen abhängigen Bläschenhäufchen. Allein sie zeigen vor Allem ein Auftreten, das meine vorher aufgestellte Theorie von der Möglichkeit ihrer Versetzung von einer zu einer anderen Stelle stützt. Auf Präparaten, die nicht geschrumpft sind, sieht man sie nämlich häufig reihenweise in Kanälchen (*zk*) liegen, die eben so oder fast eben so weit als die Häufchen selbst sind (Taf. IX, Fig. 127 *blh*). Diese Kanälchen enthalten eine Substanz, die weniger lichtbrechend als die Bindesubstanz ist, sowie häufig einige Bindegewebszellen (Taf. IX, Fig. 128) und setzen sich in gewöhnliche Zellenkanälchen fort. Da nun diejenigen Kanälchen, in welchen die Bläschenhäufchen liegen, viel weiter sind als irgend welche anderen und auf wohl erhaltenen Präparaten zwischen den Bläschenhäufchen gar nicht oder doch nur unbedeutend eingebuchtet sind, so folgt hieraus mit ziemlicher Sicherheit, dass letztere nicht an der Stelle, wo sie sich befinden, entstanden sein können, denn die Bindesubstanz müsste solchenfalls, da sie ja sehr locker ist, bei den Abständen, in welchen die Bläschenhäufchen oft von einander liegen, zwischen diesen scharf eingebuchtet sein, weil die Erweiterung bei deren Bildung nur unmittelbar um dieselben herum hätte stattfinden sollen. Wenn noch hinzukommt, theils dass Bläschenhäufchen sich so entschieden von einem ziemlich weiten Umkreis nach der bestimmten Gegend, wo der fibrilläre Theil der Cuticula anfängt, zu sammeln scheinen, und theils dass sie eine für ihre hervorgleitende Bewegung sehr geeignete, längliche Form besitzen und da ferner derjenige Theil, welcher sich nicht nach der soeben erwähnten Stelle sammelt, eine Richtung hat, die nach der Spitze des Stieles führt, welche den einzelnen Fädchenspitzen von *Terebratulina* hinsichtlich der Funktion entspricht, so dürfte mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen sein, dass die Bläschenhäufchen in der That von einer nach der anderen Stelle durch die Zellengänge versetzt werden. Wenn sie nun überhaupt versetzt werden, so werden sie ohne Zweifel gerade nach eben solchen Stellen versetzt, wo sie zur Anwendung gelangen werden. Die Annahme, dass die Bläschenhäufchen versetzt werden können, lässt direkt und mit Nothwendigkeit darauf schließen, dass auch die Bindegewebszellen in ihren Gängen beweglich sind.

Das Epithel.

Über das Epithel ist nicht viel zu sagen. Die Zellen sind klein, kurz und befinden sich auch hier in einer bestimmten Entfernung von einander. Bläschenhäufchen kommen mitunter mehr oder weniger tief im Epithel eingesenkt vor. Im Inneren der Papillen haben die Epithelzellen ungefähr dasselbe Aussehen wie im Übrigen. Größere Abweichungen zeigen sich bei dem zwischen den Haftpapillen gelegenen Epithel (Taf. IX, Fig. 120). Die Zellen sind dort von einer mehr variirenden Länge, aber im Allgemeinen erheblich länger als an irgend welcher anderen Stelle. Ferner sind diese stärker faserig als die übrigen, so dass es auf einem Längsschnitt durch die Stielspitze den Anschein hat, als bestände das ganze Epithel aus dichtgedrängten Fasern oder Stäbchen, nicht aus scharf begrenzten Zellen. Auch auf einem Querschnitte erscheinen sie mehr unregelmäßig und ein Theil der kleineren besteht nur aus sehr wenigen Fasern. Ihre dem Chitin zugekehrten Enden stoßen auch hier wie die des Papillen- und Stielchitins im Übrigen nicht zusammen, sondern sind deutlich von einander entfernt.

Die Cuticula.

Die Cuticularbildungen zeichnen sich durch eine ihren Hauptzügen nach ganz andere mechanische Konstruktion aus. Bei *Terebratulina* waren die Haftfädchen lang, stark und elastisch, sowie in der dicken, durch nach innen gekehrte Chitinverdickungen noch mehr verstärkten Spitze des Stieles eingesenkt. Der Stiel seinerseits wurde dort sowohl von seiner Cuticula als von einer ziemlich festen Bindegewebsmasse gestützt. Bei *Waldheimia* sind die Haftfädchen zu unbedeutenden Ausstülpungen (Papillen) der hier zu dem eigentlichen befestigenden Theil ausgebildeten Stielspitze reducirt, oder sie können fast gänzlich fehlen. Die Spitze hat eine verhältnismäßig dünne Cuticula, ohne irgend welche bemerkenswerthen Verdickungen (Taf. IX, Fig. 119—121). In Bezug auf ihre Funktion und Beschaffenheit ist diese Cuticula mit der Außenschicht der Fädchen von *Terebratulina* vergleichbar. Sie besteht aus einer dunkelbraunen, glänzenden Masse, die während ihrer Bildung offenbar weich und plastisch gewesen ist, so dass sie sich an allen Unebenheiten hat befestigen können. Die Cuticula der Haftpapillen hat dasselbe Aussehen, wenn sie auch nicht so dick ist (Taf. IX, Fig. 119—121), allein es ist nicht unmöglich, dass sie etwas andersartig beschaffen ist, was auch das verschiedene Aussehen ihrer Epithelzellen andeutet. Wenigstens besitzt sie mit Sicherheit die Fähigkeit, den Kalk zu zerfressen, wie man zum Beispiel an denjenigen Stellen sieht, wo die Papillen sich in Brachiopodenschalen hineingebohrt haben (Taf. IX, Fig. 120 u. 121). Eine solche Eigenschaft scheint die übrige Cuticula der Stielspitze nicht zu besitzen.

In einem weiter vorgeschrittenen Stadium oder an fast erwachsenen Stielen werden die distalen Theile der neuen, sich am Stiel bildenden Cuticularschichten nicht den alten ähnlich, welche dem Stielchitin von *Terebratulina* ähnlich sind, sondern erhalten fast dieselbe Beschaffenheit wie die Fibrillenschicht der Fädchen der letztgenannten Form. Dieses fibrilläre Chitin des *Waldheimia*-Stieles ist indessen nicht so elastisch und ausgeprägt fibrillär wie jenes von *Terebratulina*, sondern hinsichtlich der Konsistenz vielmehr ein Mittelding zwischen dem fibrillären und dem homogenen Chitin dieser Form. Dasselbe färbt sich intensiv durch Eosin und wird durch Osmium stark gebräunt, es hat also in diesen Beziehungen die Reaktionen des fibrillären Chitins, allein die Konsistenz und zum Theil auch die Struktur machen den Eindruck, als handelte es sich um ein Gemisch beider Arten, oder vielleicht eher um ein gewöhnliches Stielchitin, das sich in der Richtung gegen fibrilläres Chitin entwickelt hat, aber in der Differenzirung nicht so weit gelangt ist. Auch die Epithelzellen weichen von den gewöhnlichen Stielepithelzellen nur wenig ab.

Bei dem Wachsthum, das ja hier wie auch sonst von innen erfolgt, ist jede neue Schicht länger als die unmittelbar vorhergehende, was zur Folge hat, dass das Ganze sich basalwärts verschmälert. Die fibrilläre Region kann bei verschiedenen gleich großen Individuen sich ziemlich weit erstrecken, nimmt aber selten weniger als $^1/_3$ — selbstverständlich bei nicht zu jungen — und selten mehr als $^2/_3$ des Abstandes von der Stielspitze bis zum distalen Theil des Bulbus ein. Was die Bildung der fibrillären Substanz betrifft, kann man sie auch bei *Waldheimia* leicht beobachten. An von der Innenseite her gesehenen Theilen ihrer Cuticula, die von Epithelzellen befreit worden ist, bemerkt man nämlich deutlich, wie die fibrilläre Region gegen die Stielspitze an Deutlichkeit abnimmt, bis sie schließlich als schwache Streifen an der Cuticula verschwindet, die oft mit Abdrücken der Spitzen der Epithelzellen gemengt und zum Theil von solchen begrenzt sind; dadurch wird der allmähliche Übergang von der Chitinisirung der Zellen zur reinen Sekretion angedeutet. Gerade nach der soeben erwähnten Übergangsregion scheinen sich die Bindegewebselemente einschließlich der Bläschenhäufchen zu sammeln (Taf. IX, Fig. 125 *sp*). Oben ist soeben nachgewiesen, dass die Bläschenhäufchen vermuthlich versetzt werden, und zwar theilweise nach diesem Punkte, und dass sie dort wohl zu irgend einer Verwendung gelangen werden. Eine andere Aufgabe als die, eine derartige Veränderung im Epithel zu bewirken, dass dies, anstatt eine homogene Chitinsubstanz zu erzeugen, eine fibrilläre absondert, kann ich mir nicht denken; ich bin desshalb der Ansicht, dass sie wirklich hier diese Aufgabe haben. Bei *Terebratulina* waren in der Nähe der Anlegungsstellen der Fädchen und im Inneren derselben zahlreiche Bläschenhäufchen vorhanden, und diese Stellen entsprechen ja denjenigen Stellen, wo sie bei *Waldheimia* vorkommen, denn auch bei letzterer ist es gewöhnlich oder fast immer der Fall, dass Bläschenhäufchen in den Haftpapillen angetroffen werden.

Ferner finden sich, wie früher gesagt, unter der Schale der Körperwand sowohl bei den jetzt erwähnten zwei Formen als bei den übrigen von mir untersuchten sowie auch bei *Crania anomala* zahlreiche Bläschenhäufchen, die wenigstens in der Hauptsache denen des Stieles ähneln, und wenn auch die Schale aus nur einer Art Chitin besteht, so hat sie jedenfalls auch einen anderen Bestandtheil, die Kalkgebilde, die etwa von denselben Epithelzellen, welche die Chitinsubstanz bilden, abgesondert werden. Es ist desshalb leicht denkbar, dass diese Zellen bei ihrer Funktionsänderung Hilfe nöthig haben. Ich glaube in Folge dessen triftige Gründe zu der Annahme zu haben, dass die Bläschenhäufchen — wenigstens zum Theil — die Aufgabe haben, bei der Funktionsänderung der Epithelzellen sich auf irgend eine Weise zu betheiligen, wenn diese vom Absetzen einer Art Chitin zum Absetzen einer anderen übergehen.

Die Papillenbildung verläuft auch hier centrifugal, und ich habe Papillen, die offenbar in Entwicklung begriffen waren, in der Peripherie der Stielspitze gesehen (Taf. IX, Fig. 121). Es wäre ja auch ziemlich unwahrscheinlich, dass die Papillen während ihrer Bildung das Chitin der Stielspitze durchbrechen könnten, da sich dieses weder mit Säuren noch mit Alkalien löst. Bei den ältesten Individuen begegnet indessen die Fibrillenbildung von der Peripherie her den Papillen, so dass die äußersten Papillen inwendig mehr oder weniger mit fibrillärem Chitin erfüllt oder ausgekleidet werden; eine solche Auskleidung bekommt bald nur der basale Theil, bald nur die äußere Seite (Taf. IX, Fig. 119).

Theils weil die befestigende Cuticula in der Spitze des Stieles so dünn und ihre Verbindung mit diesem zu einem Ganzen so lose ist, theils wegen des in Folge seiner Entstehungsweise — Sekretion — nicht so engen Zusammenhanges der Fibrillenschicht mit dem übrigen durch Epithelzellenchitinisirung gebildeten Stielchitin zerreißt beim Ablösen des Thieres von seiner Unterlage, z. B. einem Stein, der Stiel gewöhnlich rings um die Anheftungsfläche. Dabei wird der letztere Theil, der an seiner Unterlage sicher befestigt ist, bei älteren Individuen häufig von größeren oder kleineren Theilen der fibrillären Schichten begleitet. Die Bindegewebsmasse bleibt gewöhnlich am Thiere selbst zurück. Bisweilen kommt es auch vor, dass der ganze Stiel an seiner Basis aus dem Thiere gerissen wird, was ja bei *Terebratulina* solchenfalls das Normale war.

Die bei *Terebratulina* erwähnten, im Bindegewebe liegenden gerundeten Chitinbildungen (Chitinsphären) sind auch hier vorhanden und zeigen ein ähnliches Aussehen (Taf. IX, Fig. 123), doch habe ich nur solche von einer mit Eosin färbbaren Substanz gefunden, und zwar nur distalwärts vom Beginn der Fibrillensubstanz. In einem Falle stand eine solche in Verbindung mit der Cuticula, aber von dieser deutlich umwachsen und nicht von derselben ausgehend (Taf. IX, Fig. 122).

Beim Kochen mit Salzsäure wird das homogene Stielchitin gelöst, das fibrilläre aber sowie die Cuticula des Stielendes und das Chitin der Haftpapillen werden nicht gelöst. Das fibrilläre Chitin bekommt nach dem Auswaschen mit Wasser die Eigenschaft sich durch Eosin intensiv färben zu lassen. Siedende Kalilauge löst das homogene Chitin gar nicht und das fibrilläre auch nicht oder doch nur unvollständig, wie ja nicht anders zu erwarten war, da letzteres demjenigen von *Terebratulina* nicht vollkommen ähnlich, sondern lediglich so zu sagen eine Mischung beider Arten ist. Nach der Behandlung und dem Auswaschen färben sich beide Arten schwach durch Eosin, ähnlich wie das homogene Chitin bei *Terebratulina.* Auch die Cuticula des Stielendes wird durch Kalilauge nicht gelöst. Verglichen mit den Verhältnissen bei *Terebratulina* sind diese Ergebnisse gerade die, welche zu erwarten waren.

Rhynchonella psittacea (Chemnitz).

(Taf. IX, Fig. 132—133.)

Der Stiel ist lang, namentlich bei erwachsenen Individuen, wo ein Stiel von 6 mm Länge etwa 1 mm im Durchmesser hat. Der Hinterrand der ventralen Schale läuft in einen langen Schnabel (*hck*) aus, so dass der Stiel, um an diesem vorüber zu reichen, recht lang sein muss. Er ist indessen nicht gerade nach hinten gerichtet, sondern biegt sich gewöhnlich über die eine Seite des Schnabels um, wodurch die Entfernung von der Anheftungsstelle einigermaßen vermindert wird. Was die Kapselbildungen betrifft, so sind sie zumeist denjenigen der *Terebratulina* ähnlich. Die dorsale Wand ist doch relativ dicker und die Zusammenwachsungsfläche zwischen der ventralen Kapselwand und der Körperwand länger, aber dafür bedeutend schmäler, fast nur einen longitudinalen Streifen bildend (Taf. IX, Fig. 132). Die ventrale Schalenspitze wird nicht abgenutzt, sondern läuft, wie gesagt, in eine dem Hacken von *Terebratulina* entsprechende Spitze aus. Die Bildung ist indessen einfacher und dürfte zur Genüge aus Fig. 132, Taf. IX ersichtlich sein. Die Musculi adjuvatores ventrales sind stark divergirend. Der Musc. divaricator ist besonders stark, nach vorn gerichtet und der Musc. divaricator accessorius ist ungemein deutlich abgesetzt.

Das Bindegewebe stimmt mit *Terebratulina* überein, in so fern eine freilich dünne, aber doch deutlich abgegrenzte, reich netzförmig verzweigte Region vorhanden ist (Fig. 132); im Übrigen aber ähnelt es mehr demjenigen von *Waldheimia*. Von beiden weicht es dadurch ab, dass im Bulbus — der äußerlich mehr oder weniger deutlich ist — das Bindegewebe jeder Balkenbildung entbehrt. Hier ähnelt es am meisten derjenigen Partie, die bei *Terebratulina* zwischen dem Bulbusbindegewebe und der eigentlichen peripheren Region liegt, und deutet also darauf hin, dass das Bulbusbindegewebe bei den anderen Formen sich vermuthlich von der peripheren Region entwickelt hat — giebt es doch eine solche auch bei *Waldheimia*, obwohl sie unbedeutend entwickelt ist. Alle Zellelemente sind klein sowie auch die stets vorhandenen Bläschenhäufchen.

Die Chitinbildung scheint in Allem mit der von *Waldheimia* übereinzustimmen, nur sind die Haftpapillen vielleicht weniger entwickelt.

Übrigens hat mir das zu Gebot stehende Material nicht gestattet, diese Form eingehender zu untersuchen.

Cistella cistellula (S. Wood).

(Taf. IX, Fig. 134—136.)

Auch von *Cistella* standen mir, wie früher erwähnt, nur wenige, für feinere histologische Untersuchungen nicht sorgfältig genug konservirte Exemplare zur Verfügung, wesshalb ich hier nur auf einen Theil anatomischer und gröberer histologischer Verhältnisse Rücksicht nehmen kann. Die größten Exemplare waren 1 resp. 2 mm lang und breit.

Diese Form hat eine überaus dicke Schale und ein sehr weites Stielloch, welche beiden Verhältnisse den Stiel, der auch hier relativ sehr stark ist, in hohem Grade beeinflussen. Die Kapsel hat eine weite Mündung, entbehrt des Ringes und jeder Faltenbildung und ist viel kürzer und weniger tief eingesenkt als bei *Terebratulina*; anstatt sackähnlich zu sein, ist sie trichterförmig und von außen ist also der Zutritt zu ihrem Lumen frei (Taf. IX, Fig. 134—135). Dagegen wird ihr Inneres gegen die Einwirkung äußerer Agentien durch eine stärker entwickelte Wandbildung geschützt. Die Cuticula ist nicht so mächtig wie z. B. bei *Waldheimia*, sondern hier hat das Bindegewebe selbst die stützende Funktion behalten, welche sodann bei den vorhergehenden (höheren) Formen wenigstens großentheils die Chitinbildungen übernommen haben.

Sowohl äußere als innere Bulbusbildung fehlt hier in der Regel[1] und die Stielbasis geht unmittelbar ohne deutliche Absetzung in die Kapselwand über (Taf. IX, Fig. 135). Das ganze Bindegewebe ist fast gleichartig, der Centralsubstanz von *Waldheimia* annähernd ähnlich. Im basalen Theil ist es jedoch mehr homogen. Bläschenhäufchen kommen ziemlich zahlreich vor. Dem Chitin fehlt stets jede Fibrillensubstanz und die Stielspitze ist, wie bei der soeben erwähnten Form, mit einer dunkleren Cuticularsubstanz — Haftsubstanz — versehen. Haftpapillen finden sich auch, denen von *Waldheimia* ähnlich, und fressen sich wie diese in Kalk ein, doch scheinen sie etwas weniger gut ausgebildet zu sein.

Bemerkenswerth ist die Muskulatur. Der Musculus adjuvator ventralis geht mit einer langen Sehne von der Basis des Stieles aus, erstreckt sich weit vorwärts und fast gerade in das Thier hinein — beinahe an der Mitte vorüber — ehe er seine Muskelfasern abgiebt, die ziemlich stark sind (Taf. IX, Fig. 135—136 *m.a.v.*). Der Musc. adj. dorsalis ist schwach, entspringt nahe bei dem Stiel an der Basis des ersteren Muskels, fast rechtwinklig gegen diesen und befestigt sich wie gewöhnlich an der Dorsalschale (Taf. IX, Fig. 136 *m.a.d.*). SHIPLEY (**27**, Taf. XXXIX [= I] Fig. 12) zeichnet eine ganz andere Lage dieses Muskels bei der Gattung *Argiope*. Da nun aber die Zeichnungen von SCHULGIN (**26**) über Arten derselben Gattungen sowohl von *Argiope* als *Cistella*[2] hierin mit den meinigen über *C. cistellula* übereinstimmen, so ist es eigenthümlich, dass SHIPLEY ein solches Bild, wie das von ihm abgebildete, hat sehen können. Dass dieses wohl auch nicht durch die Schematisirung entstanden sein kann — er nennt dasselbe: »Diagramatic view of the muscles of *Argiope*« — geht daraus hervor, dass die Lage, die er dem betreffenden Muskel giebt, mit dem Resultate, zu dem er betreffs seiner Funktion im Texte gelangt ist, vollkommen übereinstimmt. Der Musc. divaricator ist von gewöhnlicher Beschaffenheit, ein ausgebildeter Musc. div. accessorius scheint aber nicht vorhanden zu sein. Den Musc. div. dorsalis, den SCHULGIN aufnimmt und zeichnet (**26**, Taf. IX, Fig. 15 u. 19), habe ich bei *Cistella* nicht finden können, obgleich ich mehrere Schnittserien zur

---

[1] Siehe jedoch Fig. 134, wo eine Andeutung eines äußeren Bulbus vorhanden ist.

[2] Einige der von ihm untersuchten *Argiope*-Arten gehören zu der Untergattung *Cistella*, so z. B. *Argiope Neapolitana* = *Cistella Neapolitana*.

Untersuchung hatte; auch glaube ich nicht, dass sie, wenigstens bei *Cistella cistellula*, zu finden sind, um so mehr als ein solcher Muskel weder bei *Terebratulina* noch bei *Waldheimia* vorkommt. Diese Muskelanordnung ist selbstverständlich dem gerade einwärts dem Thiere zugekehrten Stiele angepasst, da dieser gerade einwärts, nicht gegen die Bauchseite hin, wie bei voriger Form, gezogen werden muss. Ferner ist ein kräftiger Muskelapparat wegen der schweren Schale erforderlich.

Der Stiel ist dem von *Waldheimia* sehr ähnlich, hat aber trotz der verhältnismäßig schwereren Schale in einigen Beziehungen ursprünglichere und weniger scharf differenzirte Merkmale. Der Stiel von *Cistella* ist mehr in quantitativer als in qualitativer Richtung entwickelt.

Weder an *Cistella* noch an *Rhynchonella* habe ich Gelegenheit gehabt Versuche über die Löslichkeitsverhältnisse der Stielcuticula in Säuren oder Alkalien anzustellen. Dagegen habe ich den Stiel einer größeren *Lingula*, *L. anatina* (?), in dieser Beziehung untersucht. Ihre Cuticula ähnelt in ihrem Aussehen am meisten dem homogenen Stielchitin der *Terebratulina*, hat aber eine häufig vorkommende radiäre Streifung, welche nicht von derselben Beschaffenheit ist, wie die hier bei *Terebratulina* beschriebene; vielleicht ist sie in Folge der bei dem *Lingula*-Stiel von den Autoren oft erwähnten Zusammenziehbarkeit entstanden. Ihr Chitin wird von Kalilauge nur wenig beeinflusst, löst sich aber fast vollständig in siedender Salzsäure.

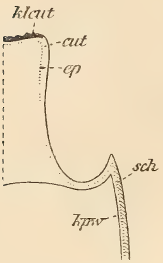
Vergleichende Darstellung des Stielapparates der verschiedenen Formen.

Der Stiel ist, wie wir gesehen haben, bei den verschiedenen Formen im Allgemeinen der ventralen Schale mehr oder weniger genähert und an derselben befestigt. Auch hat diese sich diesem Zwecke in größerem oder geringerem Grade angepasst. Dies ist auf verschiedene Weise geschehen, und auf den ersten Blick mag es scheinen, als bestände zwischen den Schalenformen in dieser Hinsicht ein wesentlicher Unterschied. Dies ist jedoch nicht der Fall, denn es hält nicht schwer, bei einem Vergleich zwischen den beigefügten Textfiguren sämmtliche Formen auf einen Grundtypus[1]

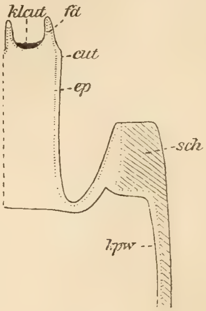
---

[1] Ich berücksichtige hier die Bildung nur so, wie sie auf einem medianen Längsschnitt der respektiven Formen erscheint. Der hauptsächliche Unterschied kommt dabei zum Vorschein, ohne dass es nöthig ist, allzu viele Details anzugeben. Auch werden zu gleicher Zeit damit zusammenhängende Veränderungen der Kapsel berührt.

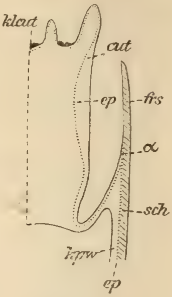
(Textfig. 1) zurückzuführen, der es in der Differenzirung nicht weiter gebracht hat, als dass der Stiel zum Theil in das Thier eingestülpt worden ist und also eine Kapsel sich zu bilden angefangen hat.


klcut
cut
ep
sch
kpw

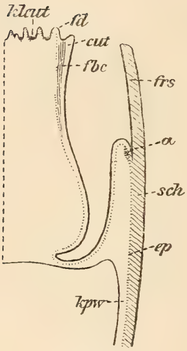
Textfig. 1.


klcut
fd
cut
ep
sch
kpw

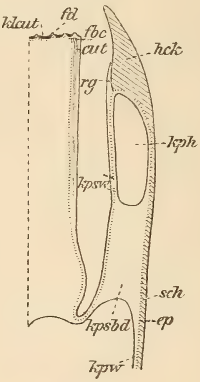
Textfig. 2.


klcut
cut
ep
frs
α
sch
kpw
ep

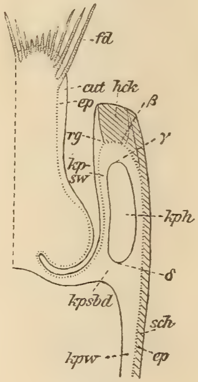
Textfig. 3.


klcut
fd
cut
fbc
frs
α
sch
ep
kpw

Textfig. 4.


klcut
fd
fbc
cut
hck
rg
kph
kpsw
sch
kpsbd
ep
kpw

Textfig. 5.


fd
cut
hck
ep
β
rg
γ
kp-sw
kph
δ
kpsbd
sch
kpw
ep

Textfig. 6.

Fig. 1. Konstruirter Grundtypus; mit Stiel ohne Haftpapillen, Kapsel unbedeutend und ohne besondere Anordnungen.

Fig. 2. *Cistella cistellula.*

Fig. 3. *Waldheimia cranium*; jung.

Fig. 4. *Waldheimia cranium*; erwachsen.

Fig. 5. *Rhynchonella psittacea.*

Fig. 6. *Terebratulina caput serpentis.*

Die Figuren stellen mediane Längsschnitte durch den ventralen halben Stiel und die dazu gehörenden Kapsel- und Schalentheile dar. Etwas schematisirt. Die Größenverhältnisse sind nicht überall ganz richtig, weder innerhalb einer und derselben Figur, noch innerhalb der verschiedenen Figuren unter einander. Wegen der Bedeutung der Bezeichnungen siehe die den Tafeln beigefügte Buchstabenerklärung. Betreffend α, β, γ, δ vgl. den Text in Obigem. *frs*, siehe die Figurenerklärung unter Taf. IX, Fig. 109.

Dieser Form steht *Cistella* (Textfig. 2) sehr nahe, die sich durch die stärkere Entwicklung der ventralen Partien unterscheidet, sowie dadurch, dass die Kapsel in einer etwas größeren Strecke mit der Schale verbunden ist. Bei *Waldheimia* ist die Kapsel noch tiefer eingestülpt (Textfig. 3 und 4); die Schale hat keine Art von Verdickung bekommen, sondern wird successive im Hinterende abgenutzt, während die weichen Theile vorwärts rücken und nie bis an das Hinterende reichen. An der ventralen Kapselwand älterer Individuen (Textfig. 4) kommt eine Verdickung ihrer inneren Cuticula sowie auch eine partielle (dorsale), freilich schwache. Ringbildung hinzu. Bei *Rhynchonella* (Textfig. 5) und *Terebratulina* (Textfig. 6) ist die Kapsel tief sackförmig eingestülpt und in der Mündung mit einem vollständigen Ring versehen. Die ventrale Seite ist mit der Körperwand nicht ganz verschmolzen, sondern von derselben durch die Körperhöhle bis auf den oralen Theil, das Kapselband, getrennt. Diese Verbindung erstreckt sich bei *Rhynchonella* mehr longitudinal, bei *Terebratulina* transversal. Bei ersterer wird das Hinterende der Schale nicht abgenutzt, sondern wächst ununterbrochen durch stete Auflagerung von innen fort, einen nach hinten gerichteten Schnabel bildend. Bei letzterer wird das Schalenende abgenutzt und, wahrscheinlich um die Abnutzung zu vermindern, ist eine stärkere Verdickung, der Hacken, gebildet worden, dessen Bildung im Obigen beschrieben ist. Wenn man sich den Hacken abwesend und den Ring über das dann bloßgelegte Bindegewebe gebogen denkt, so erhält man eine Bildung, die sich leicht in Übereinstimmung mit dem Verhältnis bei *Waldheimia* bringen lässt.

Was den Stiel selbst betrifft, so stehen *Cistella*, *Rhynchonella* und *Waldheimia* einander ziemlich nahe, durch ihre Haftpapillen einander ähnlich, dem Grundtypus aber unähnlich. *Cistella* ist am wenigsten differenzirt; es fehlen derselben die Fibrillenbildung der Cuticula sowie äußere und innere Bulbusbildung. Wenn ein Bulbus vorhanden ist, entspringt der Musc. adjuvat. dorsalis an diesem; bei *Cistella* entspringt er an der Basis der Sehne des Musc. adjuvat. ventralis. *Rhynchonella* hat eine ziemlich starke Fibrillenbildung an der Innenseite des Stieles bekommen, wodurch wohl dieser erheblich verstärkt wird; ein äußerer Bulbus findet sich hier, aber sein Bindegewebe ist zu keiner besonders großen Differenzirung gelangt. *Waldheimia* hingegen besitzt einen gut ausgebildeten Bulbus mit starken Balkenbildungen im Inneren, wodurch der Bulbus bedeutend an Zähigkeit und Elasticität gewinnt und also zum Ausgangspunkt eines Muskels noch mehr geeignet sein muss. Die Fibrillensubstanz der Cuticula ist eben so gut entwickelt wie bei voriger Form. Bei *Terebratulina* steht der Bulbus ungefähr auf demselben Entwicklungspunkt wie bei *Waldheimia*; dagegen ist die Differenzirung der Haftorgane weiter fortgeschritten. Die am Stiel selbst wohl phylogenetisch früher auftretende Fibrillenbildung ist hier in die Haftpapillen hinausgewandert, die gleichzeitig länger, gröber und im Stiel selbst sicherer befestigt worden sind, indem die homogene Cuticula angefangen hat, sich auch an der Stielspitze abzusetzen, und die befestigende Epithelschicht auf die Oberfläche der Haftpapillen beschränkt worden ist. Damit ist erzielt worden, dass das Thier in Folge seiner nunmehr längeren und geschmeidigeren Haftorgane sich an Plätzen und Gegenständen, die von den übrigen Brachiopoden nicht benutzt werden können, befestigen und leben kann. Auch befestigt es sich mit Hilfe dieser Fädchen bedeutend stärker als früher.

Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen sind:

1) Das Bindegewebe des Stieles bei den untersuchten Formen und vermuthlich auch bei den übrigen besteht theils aus einem vollkommen anastomosirenden Netzwerk von Kanälchen, in denen es theils Bindegewebszellen, theils durch und aus diesen entstandene Gebilde — die Bläschenhäufchen — giebt, welche gleich den Zellen in den besagten Kanälchen wahrscheinlich bewegbar sind, theils aus einer von den Bindegewebszellen gebildeten und die Kanälchen umschließenden Bindesubstanz, die übrigens in ihrem Aussehen, ihrer Konsistenz etc. sehr verschieden sein kann. Den Kanälchen fehlt es an besonderen Wänden.

2) Der größere Theil der Cuticula des Stieles, nämlich das homogene Stielchitin, entsteht durch eine allmähliche Chitinisirung der Spitzen der darunter liegenden Epithelzellen[1].

3) Bei *Terebratulina caput serpentis*, *Waldheimia cranium*, *Rhynchonella psittacea* und *Cistella cistellula* finden sich eigens ausgebildete Haftpapillen, die von der Spitze des Stieles her centrifugal angelegt werden. Bei den letzteren drei Formen sind sie kurz, besitzen nur eine Art von Chitinsubstanz und ihr Längenwachsthum ist nach der Spitze verlegt. Auch bei der zuerst genannten Form

---

[1] Da nun TULLBERG (28) gezeigt hat, dass Chitinbildung durch eine allmähliche Chitinisirung der Spitzen der Epithelzellen sowohl bei Arthropoden (*Homarus*) als bei Mollusken (*Mytilus*, *Buccinum* u. A.) vorkommt, und als wahrscheinlich hervorhebt, dass diese Art von Chitinbildung wenigstens in der Hauptsache wohl die gewöhnliche ist, so ist es von recht großem Interesse, dieselbe auch bei einer von den durch ihn untersuchten Formen so weit getrennten Gruppe wie den Brachiopoden (*Terebratulina* u. A.) zu finden, und es dürfte folglich um so viel wahrscheinlicher sein, dass die Chitinbildung auch innerhalb anderer Thiergruppen sich typisch in derselben Weise vollzieht.

liegt der Zuwachspunkt in der Spitze. Die Haftpapillen von *Terebratulina* aber, welche Haftfädchen genannt werden, sind weit komplicirter, indem die Cuticula aus typisch zwei Chitinarten besteht, von denen die äußere homogen ist und der einzigen der übrigen entspricht; die innere ist fibrillär. Die Fädchen werden mit derjenigen Dicke angelegt, welche sie sodann in der Regel behalten. Das Bindegewebe und das Epithel des Stieles setzen sich in die Fädchen hinein bis an deren Spitze fort. Das Dickenwachsthum der Fädchenwände geschieht durch Apposition von innen.

4) Das fibrilläre Chitin, mag es nun in den Haftfädchen oder im Stiel selbst vorkommen, wird durch Sekretion gebildet und seine Struktur ist wahrscheinlich durch einen Erstarrungsprocess entstanden.

5) Die Außenschicht der Haftfädchen oder Haftpapillen — ihre ganze Cuticula bei *Waldheimia* u. A. — kommt ebenfalls durch Sekretion zu Stande. Dieses Sekret ist säurehaltig, während seiner Bildung ziemlich locker und hat die Eigenschaft, Kalkbildungen aufzulösen und die gelösten Theile in sich aufzunehmen, wodurch die Fädchen die Fähigkeit bekommen, sich in Kalkschalen und andere Kalkgebilde einzufressen. Bei *Terebratulina* haben die Fädchen während ihrer Anlegung die Fähigkeit, auf dieselbe Weise das Stielchitin zu durchbohren, wobei als ein Produkt des Sekretes und des gelösten Chitins die Kuchenschicht erzeugt wird.

6) Das homogene und das fibrilläre Chitin haben höchst verschiedene chemische Eigenschaften; ersteres wird von Säuren, letzteres von Alkalien gelöst, während sie in geringerem Grade von den respektiven entgegengesetzten Stoffen beeinflusst werden.

7) Den Bläschenhäufchen kommt wahrscheinlich bei der Funktionsveränderung der Epithelzellen von der Bildung einer Chitinart zur Bildung der anderen irgend eine Funktion zu.

8) Die Zellen des Stielbindegewebes stehen wenigstens an einer Stelle mit denen des Endothels in direkter Verbindung, und der Stiel, dem alle Gefäße fehlen, erhält seine Nahrungszufuhr unmittelbar oder mittelbar wenigstens zum Theil durch das Endothel.

Upsala, im Mai 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. J. F. van Bemmelen, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XVI. (N. F. Bd. IX.). 1883. p. 88.

2. H. G. Beyer, A study of the structure of *Lingula (Glottidia) pyramidata* Stimps. (Dall.). Studies Biolog. Laboratory of Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. No. 5. 1886. p. 227.
3. F. Blochmann, Bemerkungen zur Brachiopodenlitteratur. Zool. Anz. Nr. 411. 1893. p. 40.
4. Ders., Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Arch. Verein Freunde d. Naturgesch. Mecklenburg. Jahrg. 46. Güstrow 1892. p. 37.
5. Ders., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Jena 1892.
6. Ders., Vorläufige Mitth. über Brachiopoden. Zool. Anz. Nr. 190. 1885. p. 165.
7. W. K. Brooks, Du développement de la *Lingule* et de la position zoologique des Brachiopodes. Chesapeake Zool. Laboratory, Scientific Results of the Session 1878. Baltimore 1879. Ref. in: Arch. Zool. exp. et gén. Vol. VIII. 1879—1880. p. 391.
8. Th. Davidson, A monograph of recent Brachiopoda. Trans. Linn. Soc. of London. Ser. II. Zoology. Vol. IV. Part 1, 2, 3. London 1886—87—88.
9. Th. Ekman, *Cistella cistellula* (S. Wood) en för Sverige ny Brachiopod. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. 1894. No. 9.
10. Ph. François, Observations biologiques sur les *Lingules*. Arch. Zool. exp. et gén. 2 sér. T. IX. 1891.
11. H. Friele, Development of the skeleton in the genus *Waldheimia*. Arch. Mathem. og Naturw. Christiania 1877.
12. P. Gratiolet, Recherches pour servir à l'histoire des Brachiopodes. 1. Monographie. Études anat. sur la *Térébratule australe*. Journ. de Conchyl. T. VI. (2 sér. T. II.) 1857.
    2. Monographie, Études anat. sur la *Lingule anatine*. Journ. de Conchyl. T. VIII. 1860.
13. A. Hancock, On the organization of the Brachiopoda. Philosophical Transact. Roy. Soc. London 1858. Vol. CXLVIII. p. 791.
14. L. Joubin, Note sur l'anatomie des Brachiopodes articulés. Bulletin de la Société zoologique de France. Vol. XII. 1887. p. 119.
15. Ders., Recherches sur l'anatomie de *Waldheimia venosa* (Sol.). Mémoires de la Société zoologique de France. T. V. Part 4. 1892. p. 554.
16. A. Kowalevsky, Zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden. (Russisch geschrieben.) Ref. in: Schwalbe's Jahresbericht. Bd. II. 1873. p. 336 und in: Arch. Zool. exp. et gén. Sér. 2. Tom. I. 1883. p. 57.
17. C. F. W. Krukenberg, Über das Vorkommen des Chitins. Zool. Anz. 1885. p. 413. (Ist mir nicht zugänglich gewesen.)
18. E. S. Morse, On the early stages of *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy). Mem. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II. 1871. p. 29.
19. E. S. Morse, On the Embryology of *Terebratulina*. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. II. 1873. p. 249.
20. F. Müller, Beschreibung einer Brachiopodenlarve. Archiv für Anatomie (J. Müller). 1860. p. 72.
21. Ders., Die Brachiopodenlarve von Santa Catharina. Zweiter Beitrag. Arch. f. Naturgesch. 27. Jahrg. Bd. I. 1861.
22. D. P. Oehlert, Brachiopodes. Appendice de Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie par P. Fischer. Livr. XI. Paris 1887.
23. Ders., La position systématique des Brachiopodes d'après les travaux de Morse. Journ. de Conchyl. T. XXVIII. 1880. p. 109.

24. R. Owen, On the anatomy of the Brachiopoda of Cuvier and more especially of the genera *Terebratula* and *Orbicula*. Trans. Zool. Soc. London. Vol. I. London 1835. p. 145 und: Ann. d. Sciences Nat. Sér. 2. Zoologie. T. III. 1835.
25. O. Schmiedeberg, Über die chemische Zusammensetzung der Wohnröhren von *Omoplis tubicola* Müll. Mittheil. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. III. 1882. p. 373.
26. M. A. Schulgin, *Argiope Kowalevskii.* (Ein Beitrag zur Kenntnis der Brachiopoden.) Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885. p. 116.
27. A. E. Shipley, On the Structure and development of *Argiope.* Mittheil. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. IV. 1883. p. 494.
28. T. Tullberg, Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. XIX. No. 3. 1882.
29. C. Vogt, Anatomie der *Lingula anatina.* Neue Denkschriften der Allgem. Schweiz. Gesellschaft ges. Naturwissenschaft. Bd. VII. 1845. Neuchâtel.
30. C. D. Walcott, A fossil *Lingula* preserving the cast of the peduncle. Proceed. of Unit. States Nat. Mus. Vol. XI. 1888. p. 480.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind theils mit, theils ohne Hilfe der Abbe'schen Camera gezeichnet. Im ersteren Falle sind meistens nur die wichtigeren Umrisse unter Benutzung derselben entworfen; die Details sind solchenfalls gewöhnlich bei stärkerer Vergrößerung ausgeführt. Bei Anwendung der Camera hat außerdem zur Moderirung der Größe der Figuren das Zeichenpapier bei einem Theile der Zeichnungen sich in gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch, bei einem Theile oberhalb desselben und bei einem anderen unmittelbar auf dem Arbeitstisch befunden. Diese verschiedenen Methoden sind gewöhnlich nur dann angegeben, wenn es für die Auffassung der Größe der Figuren von Wichtigkeit sein kann. Das benutzte Nachet'sche Mikroskop ist von der älteren Konstruktion, wo das Objektiv 1 dem Objektiv 3 der neueren etc. entspricht.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

äucut, äußere Schicht einer Cuticula;
bl, Stielbulbus;
bb, Bindegewebsbalken im Stielbulbus;
bg, Bindegewebe;
bgz, Bindegewebszelle;
blh, Bläschenhäufchen;
blhs, homogene Substanz, in Bildung begriffene Bläschenhäufchen umschließend;
blz, Zelle im Übergange von Bindegewebszelle zum Bläschen eines Bläschenhäufchens;
cbg, centrales Bindegewebe;
cut, Cuticula;
d, Dorsalseite;
end, Endothel;
ep, Epithel;
epz, Epithelzelle;
epkr, »gelbe Körner« in den Epithelzellen;
fbc, fibrilläre Chitinsubstanz;
fd, Haftfädchen oder Haftpapillen;
gkr, »gelbe Körner« in der Cuticula;
hch, homogene Chitinsubstanz;
hck, die Hackenbildung an der ventralen Schale;

k, Zellkern;
kch, die kuchenähnliche oberflächliche Substanz am Basaltheil der Haftfädchen;
klcut, die plastische »klebrige« Cuticula der Stielspitze;
kph, Körperhöhle;
kps, Kapsel;
kpsbd, Kapselband;
kpsh, Kapselhöhle;
kpsw, Kapselwand;
kpw, Körperwand;
m.a.d, Musculus adjuvator dorsalis;
m.a.v, Musculus adjuvator ventralis;
m.dv, Musculus divaricator;
m.dv.ac, Musculus divaricator accessorius;
m.ocl, Musculus occlusor;
pbg, peripheres Bindegewebe;
rg, Kapselring;
sch, Schale;
schp, Schalen- oder Mantelpapille;
shn, Sehne;
st, Stiel;
v, Ventralseite;
z, Zelle;
zk, Zellkanal;
zkr, »gelbe Körner« in den Bindegewebszellen;
zmb, Zellmembran;
zwr, Zwischenraum zwischen den Wänden an einander grenzender Bindegewebszellen;
zwsb, Zwischensubstanz eines Bindegewebes;
zz, Bindegewebszellenreihe.

In der Figurenerklärung kommen außer den übrigen, leicht verständlichen Abkürzungen noch folgende vor:

C. = die Kontourzeichnung;
Cam. = ABBE'sche Camera;
D. = die Detailausführung;
Hom. Imm. = homogene Immersion;
Z. a. d. T. = Zeichenpapier bei Benutzung der Camera auf dem Arbeitstisch befestigt;
Z. in gl. H. = Zeichenpapier in gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch befestigt;
Z. aufgh. = Zeichenpapier hoch über dem Mikroskoptisch befestigt.

Die Bruchzahlen bezeichnen Ocular und Objektiv, so z. B. 1/5 = Ocular 1 und Objektiv 5.

Tafel VI.

Terebratulina caput serpentis (L.).

Fig. 1. Längsschnitt durch den Stielapparat; nicht ganz median, der Lage nach in der Mitte zwischen Fig. 3 und 4. Die Figur von zwei Präparaten zusammengesetzt und schematisirt, in so fern der Stiel im Verhältnis zur Kapsel zu kurz ist, was zur Folge hat, dass der Stiel völlig eingezogen scheint, obgleich die Muskeln nur wenig kontrahirt sind. Die Haftfädchen sind nicht vollständig gezeichnet. Zwei in Anlegung begriffene Fädchen sind eines an jeder Seite der Stielspitze unter den anderen sichtbar.

a, basaler Rand des Hackens;
b, Grenzlinie des Hackens gegen die äußere Schicht der Schale;
c, diejenige Stelle am Übergange des Stieles zur Kapsel, wo das Endothel in die Bindegewebszellen des Stieles übergeht;
cfd, centrales Haftfädchen;
e, die keilförmige Fortsetzung des Hackens;
g, entspricht *g* in Fig. 12;
x, die nach innen gekehrten Verdickungen der Stielspitze.

Fig. 2—4. Längsschnitte durch den Stielapparat, die Lage der Muskeln zeigend. Fig. 4 fast median und Fig. 2 zu äußerst, Fig. 3 in der Mitte zwischen ihnen. Ungefähr $2^1/_2$mal vergrößert. Die Sehnen der Muskeln sind dunkler schattirt als das übrige Bindegewebe.

Fig. 5—9. Verschiedene Stiele, etwas vergrößert. Fig. 5 und 8 von der Seite, Fig. 6 von unten, Fig. 7 von oben; Fig. 9 eine Stielspitze mit ungewöhnlicher Fädchenbildung von zwei verschiedenen Seiten. Auch Fig. 5 hat eine ungewöhnliche Fädchenbildung. Fig. 6 ist am Steingrund befestigt gewesen, Fig. 8 an einer Serpulidenröhre, die mittels Säure weggelöst worden ist.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein — einschließlich des Stieles — 1 mm langes Exemplar. Von den am ganzen Stiele entwickelten zwei Fädchen erscheint das eine zum Theil ganz, von dem anderen sieht man nur Reste. Der Stielbulbus wegen der Einziehung des Stieles nach hinten gebogen. *mg*, Magen; *arm*, Reste von durchschnittenen Armen. PERÉNYI'sche Lösung. Paraffineinbettung. *C.* Cam. HARTNACK 2/4; *D.* NACHET 2/3.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Stiel, eine abnorme Ausbildung des Musc. adj. ventralis zeigend. $x = x$ in Fig. 1. Hämatoxylin. NACHET 1/0.

Fig. 12. Querschnitt durch die Bulbusregion, die ringförmige Verbreitung des Bulbusbindegewebes zeigend. *f*, Rest von der in den Stiel übergehenden Kapselwand; *g* entspricht *g* in Fig. 1; *bgbl*, Bulbusbindegewebe. *C.* Cam. NACHET 1/0; *D.* NACHET 1/1.

Fig. 13. Längsschnitt durch den basalen Theil eines 1 mm dicken Stieles ziemlich nahe bei dem einen Rande in der Nähe des Ausgangspunktes des Musculus adjuvator dorsalis, die Faltung des Bulbus zeigend. NACHET 1/1.

Fig. 14. Querschnitt durch die Bulbusregion. *c* und *g* entsprechen *c* und *g* in Fig. 1. Der Schnitt ist etwas schräg und so hoch geführt, dass der Spalt bei *c* als zwei halbmondförmige, quer durchschnittene Taschen erscheint. Etwas schematisirt. Nur die mit *c* und *g* bezeichneten Theile genau ausgeführt. NACHET 1/0.

Fig. 15. Längsschnitt durch einen $^1/_3$ mm langen Stiel (ausschließlich der Fädchen). Das ganze Thier war $1^1/_2$ mm lang. Die Fädchen, in denen sich entwickelte Bläschenhäufchen finden, sind in die Mantelwand einer Ascidie eingedrungen. An der Cuticula des Stielendes ist noch keine Verdickung nach innen entstanden. Bei *h* sieht man die dorsale Kapselwand in die äußere Schicht der Dorsalschale übergehen.

Fig. 16. Längsschnitt durch ein ausschließlich des Stieles, der 0,5 mm lang ist, 1 mm langes Individuum. Ende des Stieles etwas unvollständig. *mg* und *arm* = *mg* und *arm* in Fig. 10. Paraffineinbettung. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 2/2.

Fig. 17. Bindegewebe eines ziemlich jungen Fädchens. Zellgrenzen nicht sichtbar. FLEMMING'sche Lösung. HARTNACK 2/Hom. Imm.

Fig. 18. Bindegewebe eines jungen Fädchens. FLEMMING'sche Lösung. Mit Essigsäure macerirt, wodurch nach Druck auf das Deckgläschen die zu jeder Zellenreihe gehörende Zwischensubstanz von der übrigen abgetrennt worden ist. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 19. Längsschnitt durch den Stiel, den Übergangspunkt (den Dorsalspalt) zwischen Endothel und Stielbindegewebe zeigend. *endz*, Endothelzelle. *c* vgl. *c* in Fig. 1 und 14. In Alaunkarmin fixirt. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 20. Bindegewebe etwas unter einer jungen Fädchenanlage; ungewöhnlich stark aufgelöste Zwischensubstanz und zahlreiche Zellen. *C.* Cam. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 21—22. Endothelzellen von der Sehne des Musc. div.; Fig. 21 von der Oberfläche gesehen. Fig. 22 vom Rande gesehen. *C.* Cam. NACHET 2/7.

Fig. 23. Fädchenende im Wachsthum begriffen. Längsschnitt, nicht ganz median. Osmiumsäure, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 24. Dasselbe Fädchenende. Medianer Längsschnitt. Bei * ist die Epithelschicht unterbrochen. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/2; *D.* NACHET 1/7.

Fig. 25. Längsschnitt durch ein Stielende; ein sehr frühes Stadium einer Fädchenanlage ist getroffen. An der Außenseite des Epithels bei † ist durch Schattirung angedeutet, dass das Stielchitin durch Boraxkarmin gefärbt ist, der in diesem Falle auf dieselbe Weise wie Eosin färbt. Dies zeigt, dass die zerfressende Substanz einzudringen anfängt. Alkohol, Celloidin, Boraxkarmin. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/3.

Fig. 26. Epithelzellen von der ersten Anlage eines Fädchens. In der Spitze der Zellen sind die »gelben Körner« dicht angehäuft. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. NACHET 2/7.

Fig. 27. Längsschnitt durch eine Fädchenanlage. Das Bindegewebe weggefallen. An der Basis hat homogenes Chitin angefangen sich unter der Kuchenschicht abzusetzen. Die Zellen der Fädchenspitze enthalten zahlreiche Kerne — oder eingewanderte Bindegewebszellen? — und eine Menge »gelber Körner«, von denen einige ungemein groß sind. Die Lagerung der Cuticula ist in den jüngsten Theilen schärfer markirt. FLEMMING'sche Lösung, Paraffineinbettung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 27*a*. Die den Spitzenepithelzellen der Fädchenanlage am nächsten liegende Chitinschicht desselben Präparates von innen gesehen. Abdruck der Zellenenden, die dicht an einander stoßen. Cam. Z. a. d. T. NACHET 2/7.

Fig. 28. Längsschnitt durch ein im Wachsthum begriffenes Fädchenende, annähernd median. Durch die Behandlung ist das Ende eingebuchtet und die Wände unterhalb desselben sind zusammengedrückt worden. Die Bindegewebszellen stehen mit den Epithelzellen des Endes in Verbindung. *z''*, Bindegewebszelle? Absoluter Alkohol, Paraffineinbettung, Hämatoxylin. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 29. Längsschnitt durch ein im Wachsthum begriffenes Fädchenende. Dicker Schnitt. Nur etwas mehr als die Hälfte des Präparates ist gezeichnet und das Ende des Fädchens ist in der Figur nach links gerichtet. Die Zellenreihen des Bindegewebes hängen mit dem Centrum der Epithelzellen des Fädchenendes zusammen. FLEMMING'sche Lösung. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 30. Längsschnitt durch ein im Wachsthum begriffenes Fädchenende. Bei dem Schneiden sind die der Spitze zunächst liegenden Partien etwas zusammengepresst worden. An der Spitze selbst ist die Cuticula kaum angedeutet und das innerhalb derselben liegende Epithel hat sich in feine Körnchen aufgelöst. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 31. Längsschnitte durch eine Fädchenanlage, die eben aus dem Stiele hervorgebrochen ist. Innerhalb der äußeren Schicht haben die Epithelzellen eine andere Chitinsubstanz, *y*, abgesondert. Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 32. Centrales Bindegewebe ungefähr von der Mitte des Stieles. *blh'*,

ein abnormes Bläschenhäufchen. *zz''*, Zellenreihe mit konvex-konkaven Zellen. Flemming'sche Lösung. Cam. Z. in gl. H. Hartnack 2/7.

Fig. 33. Centrales Bindegewebe aus dem Stielbulbus. Der linke Zellast liegt zum Theil unter dem rechten. Mehrere Kerne in verschiedenen Theilungsstadien. Flemming'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Hartnack 2/Hom. Imm. *D.* Hartnack 2—3/Hom. Imm.

Fig. 34. Peripheres Bindegewebe. *, zwei konkav-konvexe Zellen. Flemming'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. in gl. H. Hartnack 2/Hom. Imm. *D.* Hartnack 2—3—4/Hom. Imm.

Tafel VII.

Terebratulina caput serpentis (L.).

Fig. 35. Peripheres Bindegewebe von der Mitte der Region. Flemming'sche Lösung. Cam. Hartnack 2/7.

Fig. 36. Zellen vom centralen Bindegewebe. Absoluter Alkohol, Hämatoxylin. Cam. Hartnack 2—3—4/Hom. Imm.

Fig. 37. Zellen vom centralen Bindegewebe unweit des Bulbus. Die Zellen sind mit einer Substanz, *sb*, umgeben, welche der die jungen Bläschenhäufchen umgebenden ähnelt. Flemming'sche Lösung, Hämatoxylin. Cam. Hartnack 2—4/Hom. Imm.

Fig. 38. Zellen vom centralen Bindegewebe. *sb* siehe Fig. 37. Flemming'sche Lösung, Hämatoxylin. Cam. Hartnack 2—4/Hom. Imm.

Fig. 39. Zellenscheibe vom centralen Bindegewebe — Längsschnitt durch den Stiel — aus dem Stielbulbus. *t*, Zellen in Theilungsstadien. Flemming'sche Lösung. Cam. Z. in gl. H. Nachet 2/3.

Fig. 40—41. Zellen vom centralen Bindegewebe. Fig. 40 nahe am Bulbus. Keine Zellmembranen sind zu sehen, sondern die Zellen anastomosiren unmittelbar mit einander. Fig. 41 höher im Stiel hinauf. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. Cam. Z. in gl. H. Hartnack 2—3/Hom. Imm.

Fig. 42. In Theilung begriffene Zellen vom centralen Bindegewebe. In Alaunkarmin fixirt; Hämatoxylin. Cam. Z. in gl. H. Nachet 2/5.

Fig. 43. Zellen aus dem Bulbusbindegewebe, von der Oberfläche gesehen. *bb'* ist ein Bindegewebsbalken, der von Zellen überlagert wird; *z'* zwischen zwei Balken liegende Zelle, vom Rande gesehen. Flemming'sche Lösung, Hämatoxylin. *C.* Cam. Z. in gl. H. *D.* Hartnack 2/Hom. Imm.

Fig. 44. Der Bulbus im Längsschnitt durch einen kaum $^1/_2$ mm dicken Stiel, Flemming'sche Lösung. Cam. Nachet 2/2.

Fig. 45. Bulbusbindegewebe. Längsschnitt durch den Stiel. Flemming'sche Lösung. *C.* Cam. Z. in gl. H. Hartnack 2/7; *D.* Hartnack 3/7.

Fig. 46. Ventraler Rand eines erwachsenen Stielbulbus im Längsschnitte. Nachet 1/2.

Fig. 47. Bindegewebszellen vom Bulbus ohne Spuren von Grenzen zwischen den Zellen. Flemming'sche Lösung. Hämatoxylin. Cam. Z. in gl. H. Hartnack 2,3/Hom. Imm.

Fig. 48. Bulbusbindegewebe am Übergange zur centralen Region. Bindegewebsbalken noch vorhanden. Zellen mehr denen der centralen Region ähnlich. Flemming'sche Lösung. Hämatoxylin. *C.* Cam. Z. in gl. H. Nachet 2/5; *D.* Nachet 2/7.

Fig. 49. Zellenreihe am Übergange vom Bulbus zur peripheren Region des Stieles. *z'*, ausgeprägte Bulbusbindegewebszelle vom Rande gesehen; *z''*,

ausgeprägte periphere Bindegewebszelle. FLEMMING'sche Lösung. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 50. Ein Bläschenhäufchen ungewöhnlicher Art aus dem basal-centralen Bindegewebe. Die Bläschen sind nicht deutlich von einander abgegrenzt, und es scheint, als wäre das Ganze noch immer im Wachsthum begriffen. FLEMMING-sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. HARTNACK 2/Hom. Imm. Längsschnitt durch einen Stiel.

Fig. 51. Halbgeleerte Bläschenhäufchen nahe am Epithel. Etwas schematisirt. *u*, geleerte Bläschen; *u'*, leere Zellengänge. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. NACHET 2/5.

Fig. 52. Altes Fädchenbindegewebe mit noch deutlichen typischen Bläschenhäufchen. Optischer Längsschnitt. FLEMMING'sche Lösung. Hämatoxylin, Eosin. Cam. NACHET 2/1.

Fig. 53. Bläschenhäufchen in einem frühen Entwicklungsstadium mit dicht an einander liegenden Zellen. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. aufgh. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 54. In einem frühen Entwicklungsstadium begriffenes Bläschenhäufchen, dessen Zellen ein Netzwerk bilden. FLEMMING'sche Lösung. Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. aufgh. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 55[1]. Bläschenhäufchen in einem etwas älteren Stadium. Die Zellen sind theilweise umgewandelt. Sie sind auf Präparaten nicht von Eosin gefärbt. FLEMMING'sche Lösung. Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 56[1]. Fast fertiges Bläschenhäufchen. An der Basis ist ein Übergang zu deutlichen Bindegewebszellen sichtbar. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 57[1]. Altes Bläschenhäufchen. Durch die Einwirkung des Fixirungsmittels haben sich die Bläschen abgerundet und verkleinert, so dass sie fast frei von einander liegen. MÜLLER'sche Lösung, Eosin. Cam. NACHET 2/5 u. 7.

Fig. 58[1]. Völlig ausgebildetes Bläschenhäufchen, das mit einem Zellenkanälchen in offener Verbindung steht. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. NACHET 2/5 u. 7.

Fig. 59. Bläschenhäufchen aus dem peripheren Bindegewebe. Eine Zellenreihe mündet gegen das Bläschenhäufchen. FLEMMING'sche Lösung, Gentianaviolett. *C.* Cam. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 60. Eine unregelmäßige Bildung eines Bläschenhäufchens. FLEMMING'sche Lösung. Cam. NACHET 2/5 u. 7.

Fig. 61. Fädchenbindegewebe, alt, mit dicht angehäuften Bläschenhäufchen fast erfüllt. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. NACHET 2/3. *D.* NACHET 1/5.

Fig. 62. Bläschenhäufchen, zum größeren Theil innerhalb des Stielepithels liegend. FLEMMING'sche Lösung. NACHET 2/7.

Fig. 63. Längsschnitt durch die eine Seite des Basaltheiles eines ziemlich jungen Fädchens. Unter dem Epithel, das theilweise zweischichtig ist, an mehreren Stellen leere Zellengänge sichtbar. *u*, geleerte Bläschen; *ep'*, geschichtetes Epithel. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. a. d. T. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/5.

Fig. 64. Längsschnitt durch die Cuticula und das Epithel eines noch

wachsenden Fädchens ziemlich weit vom Ende. Epithelzellen groß mit sehr deutlichen Kernen. FLEMMING'sche Lösung. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/3; *D.* NACHET 2/7.

---

[1] In Fig. 55—58 stammen die Bläschenhäufchen aus dem centralen Bindegewebe.

Fig. 65. Ähnliches Präparat noch weiter vom Ende. Die äußere Schicht an dieser Stelle mit fremden Körpern stark imprägnirt. Epithelzellen kürzer. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/3; *D.* NACHET 1/7.

Fig. 66. Fädchenepithelzellen aus demselben Theil wie Fig. 65, von innen gesehen. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/3; *D.* NACHET 1/7.

Fig. 67. Längsschnitt nahe dem Ende durch die Cuticula und das Epithel eines in starkem Wachsthum begriffenen Fädchens. Hämatoxylin. NACHET 2/5.

Fig. 68. Längsschnitt durch den Stiel eines jungen Individuums unweit des Bulbus, das Epithel und einen Theil des Bindegewebes zeigend. *j*, junge Epithelzellen. Osmiumsäure, Gentianaviolett, Hämatoxylin. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/5; *D.* NACHET 2/7.

Fig. 69. Längsschnitt durch das einwärts gekehrte Ende einer Verdickung der Cuticula des Stielendes. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. HARTNACK 2/Hom. Imm.

Fig. 70. Ein gleiches Präparat. Cam. Z. in gl. H. HARTNACK 2/Hom. Imm.

Fig. 71. Epithelzellen eines Querschnittes durch den Stiel. In den Enden der Epithelzellen sieht man einen Theil kleiner »gelber Körner« angehäuft, weiter unten einige größere. Osmiumsäure. *C.* Cam. Z. in gl. H. HARTNACK 2/Hom. Imm.; *D.* HARTNACK 2—3/Hom. Imm.

Fig. 72. Epithelzellen des Stieles. FLEMMING'sche Lösung. Cam. Z. in gl. H. HARTNACK 2—3/Hom. Imm.

Fig. 73. Epithelzelle des Stieles. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. a. d. T. HARTNACK 2/Hom. Imm.; *D.* HARTNACK 3—4/Hom. Imm.

Fig. 74. Epithelzellen des Stieles. In der Peripherie der Zellen ist die fibrilläre Substanz sichtbar, eine mit Körnern erfüllte homogene Substanz umgebend. FLEMMING'sche Lösung. Cam. Z. in gl. H. HARTNACK 2—3/Hom. Imm.

Fig. 75. Epithelzellen des Stieles, von ihren Basen gesehen, ungefähr an der Mitte des Stieles. *j*, junge Zellen. FLEMMING'sche Lösung. *C.* Cam. Z. a. d. T. HARTNACK 2/Hom. Imm.; *D.* HARTNACK 3—4/Hom. Imm.

Fig. 76. Ein ähnliches Präparat. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin. Cam. HARTNACK 2—3—4/Hom. Imm.

Fig. 77. Längsschnitt durch die Cuticula nahe dem Stielende. Mit Ausnahme der Fibrillensubstanz und der äußeren Schicht bezeichnet alles dunkel Schattirte, dass die betreffenden Partien sowohl Eosin als Hämatoxylin in sich aufgenommen haben. Die inneren Schichten treten am deutlichsten hervor. Chromessigsäure, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. a. d. T. NACHET 2/0; *D.* NACHET 2/1.

Fig. 78. Äußerster Theil der Stielcuticula im Längsschnitt. Cam. NACHET 2/7. Etwas schematisirt.

Tafel VIII.

Terebratulina caput serpentis (L.) (Fig. 84 von *Lingula sp.*?).

Fig. 79. Querschnitt durch die Bulbusregion, eine abnorm starke Entwicklung der Cuticula der ventralen Seite zeigend. Die Details ein wenig schematisirt. *blbg*, Bulbusbindegewebe. Cam. NACHET 1/1.

Fig. 80. Querschnitt durch die Stielcuticula. Die »flammige« Chitinbildung in der Cuticula. Osmiumsäure. NACHET 2/5.

Fig. 81. Querschnitt durch das Epithel und die Cuticula ungefähr in der Mitte des Stieles, den Übergang der Epithelzellen in die Cuticula bei der Bildung letzterer zeigend. Ein wenig schematisirt. Safranin. Nachet 2/7.

Fig. 82. Wie voriger Schnitt, aber die Schichtung der Cuticula sichtbar. Nachet 2/7.

Fig. 83. Längsschnitt durch das nach innen gekehrte Ende einer Verdickung der Cuticula der Stielspitze, den Übergang der Epithelzellen in das Chitin zeigend. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. Nachet 1/3.

Fig. 84. Längsschnitt durch den Stiel von *Lingula sp.* Obs. *a* und *b* mit derselben Vergrößerung. *a*, näher der Spitze; *b*, näher der Basis des Stieles. Cam. Nachet 2/3.

Fig. 85. Längsschnitt durch die Cuticula nahe am Stielende. *fbc'*, tangential durchgeschnittene Basis eines Fädchens, nur die fibrilläre Substanz zeigend. Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. a. d. T. Nachet 2/0; *D.* Nachet 2/1.

Fig. 86. Eine »Chitinsphäre« mit Epithelbekleidung. Zunächst innerhalb dieser fibrilläres Chitin, dann homogenes und zu innerst unbestimmbares eosingefärbtes Chitin. Flemming'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. Cam. Nachet 2/3.

Fig. 87. Eine »Chitinsphäre« desselben Präparates wie Fig. 86. Cam. Nachet 2/3. *escht*, eosingefärbtes Chitin; *epcht*, wahrscheinlich chitinisirtes Epithel.

Fig. 88. Eine »Chitinsphäre« von nur homogenem Chitin mit Ausnahme des dunklen, auf dem Präparate blau gefärbten Mittelkörpers, der wahrscheinlich aus nicht vollständig chitinisirten Zellen besteht. Etwas schräg gesehen. Perényische Lösung. Cam. Nachet 2/3.

Fig. 89. Querschnitt durch die Stielcuticula und das Epithel nahe am Bulbus. Boraxkarmin. Nachet 2/5.

Fig. 90. Querschnitt durch die Stielcuticula hoch am Stiel hinauf. *ep''* in der Cuticula eingeschlossene Epithelzellen mit erhaltener Färbungsfähigkeit (Hämatoxylin). Chromessigsäure, Hämatoxylin. Eosin. Cam. Z. in gl. H. Nachet 2/2.

Fig. 91. Längsschnitt durch die Stielcuticula unweit des Bulbus. Die Cuticula verschmälert sich gegen die Basis des Stieles und ihre Lagerung ist aus der Lage der »gelben Körner« ersichtlich. Hämatoxylin, Eosin. Nachet 2/3.

Fig. 92. Längsschnitt durch die Wand eines Fädchens, der zeigt, wie das Fädchen nach einem Zerreißen gewachsen ist. *äucut'*, die äußere Schicht vor dem Zerreißen des Fädchens; *äucut''*, die neugebildete äußere Schicht. Cam. Nachet 2/2.

Fig. 93. Längsschnitt des Stieles durch ein frühes Stadium einer Fädchenanlage. Das Bindegewebe steht mit dem Epithel in offener Verbindung. Perényische Lösung, Paraffineinbettung. Cam. Hartnack 2—3/Hom. Imm.

Fig. 94. Ein dreiästiges Fädchen. Die linke Spitze ist von ihrer Anheftungsstelle an einem Steine losgerissen worden. Cam. Nachet 2/0.

Fig. 95. Ein abgestorbenes Fädchenende mit hufförmiger Haftfläche, die mit einer theilweise fibrillären Chitinschicht ausgekleidet worden ist. Optischer Längsschnitt. *C.* Cam. Nachet 2/1; *D*, Nachet 2/2.

Fig. 96. Ein ähnliches Fädchenende mit fußförmiger Haftfläche; die Spitzenschicht weggerissen. Optischer Längsschnitt. *C.* Cam. Nachet 2/1; *D.* Nachet 2/2.

Fig. 97. Längsschnitt durch ein Fädchenende mit soeben abgeschlossenem Wachsthum. Innerhalb des Endes setzt sich eine homogene etwas körnige Chitinsubstanz (*hmch'*) ab. Alkohol, Hämatoxylin. *C.* Cam. Z. aufgh. Nachet 2/2; *D.* Nachet 2/3.

Fig. 98. Längsschnitt des Stieles durch ein frühes Stadium einer Fädchenanlage. Ein Zellengang mündet unten im Epithel und an seiner Mündung liegen einige Zellen (Bindegewebszellen?) *z''*. PERÉNYI'sche Lösung, Paraffineinbettung, Hämatoxylin. *C.* Cam. HARTNACK 2/Hom. Imm.; *D.* HARTNACK 3—4/Hom. Imm.

Fig. 99. Längsschnitt durch ein Fädchenende, das sein Längenwachsthum abgeschlossen hat. Hinter der äußeren Schicht des Endes wird von den noch recht großen Epithelzellen der Spitze eine etwas körnige, helle Chitinsubstanz (*hmch'*) abgesetzt. Alkohol, Hämatoxylin. *C.* Cam. Z. aufgh. NACHET 2/2; *D.* NACHET 2/3.

Fig. 100. Längsschnitt durch ein Stielende, eine Fädchenbasis von der Oberfläche her zeigend. Die Kuchenschicht erstreckt sich nicht außerhalb des Stieles. An der Basis derselben sind Fädchenfibrillen zu sehen. Eosin. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 1/3.

Fig. 101. Fädchenende, das sein Längenwachsthum abgeschlossen hat, ohne gewöhnliche Dicke an den Wänden bekommen zu haben, und dessen Ende bis auf ein schmales Lumen zum großen Theil mit Chitin erfüllt worden ist. Cam. NACHET 2/1.

Fig. 102. Einige zusammengeklebte Fädchen. *C.* Cam. Z. aufgh. NACHET 2/0; *D.* NACHET 1/1.

Fig. 103. Ein gegen die Spitze sich verschmälerndes Fädchen. *C.* Cam. Z. aufgh. NACHET 2/0; *D.* NACHET 1/1.

Fig. 104. Längsschnitt durch das Centrum des Endes eines jungen Stieles. Eine gerundete Bindegewebsanhäufung an der Basis des mittleren Fädchens. Die Fibrillensubstanzen der Fädchen stehen unter einander in einem eigenthümlichen und unregelmäßigen Zusammenhang. Die Kuchenschicht fehlt, aber dafür erstreckt sich das homogene Stielchitin ein Stück an den Fädchen hinauf. Osmiumsäure, Gentianaviolett. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 1/3.

Fig. 105. Längsschnitt durch ein Fädchenende. Das Fädchen ist offenbar abgerissen worden, hat dann etwas an Länge zugenommen und schließlich das Ende mit einer theilweise fibrillären Chitinmasse (*fbc'*) zugefüllt. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 2/2.

Fig. 106. Ende eines abgestorbenen Fädchens. Großes Lumen in der Spitze. Kontourzeichnung. Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/1.

Fig. 107. Fibrilläres Fädchenchitin, von der Innenfläche gesehen. NACHET 2/5.

Fig. 108. Längsschnitt durch ein Fädchenende, das in einer Brachiopodenschale befestigt gewesen ist. Der Kalk mittels Säure weggelöst. *C.* Cam. Z. a. d. T. NACHET 2/1; *D.* NACHET 2/3.

Tafel IX.

Waldheimia cranium (Müller).

Fig. 109. Längsschnitt durch den Stiel eines $1/2$ mm langen Exemplares. *frs*, der von Epithel und Bindegewebe freie Theil der ventralen Schale. Osmiumsäure. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 2/2.

Fig. 110. Längsschnitt durch den Stiel eines $2/3$ mm langen Exemplares. *frs* = *frs* in Fig. 109. Osmiumsäure. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 2/2.

Fig. 111. Längsschnitt durch den Stiel eines $1 1/2$ mm langen Exemplares. Stiel stark eingezogen, wodurch der Bulbus stark nach hinten gedrückt worden ist. *frs* = *frs* in Fig. 109. *m.div*, Musculus divaricator. Osmiumsäure. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 2/2.

Fig. 112. Stiel von der Seite gesehen. Etwas vergrößert.

Fig. 113. Stiel mit Kapsel von unten gesehen. Die Kapsel ist in so fern unrichtig gezeichnet, weil sie überall gleich dick sein sollte. Etwas vergrößert.

Fig. 114. Längsschnitt durch den ventralen Theil der Kapsel mit den angrenzenden Geweben bei einem erwachsenen Thier. *frs* = *frs* in Fig. 109. Paraffineinbettung. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 1/0; *D.* NACHET 1/1.

Fig. 115. Längsschnitt durch den hintersten Theil der ventralen Partie der Kapsel. Erwachsenes Thier. Celloidineinbettung. NACHET 2/1.

Fig. 116. Derselbe Schnitt; Epithel aus der α-Region. NACHET 2/3.

Fig. 117. Längsschnitt durch denselben Theil eines $1^1/_2$ mm langen Thieres. NACHET 2/5.

Fig. 118. Längsschnitt durch den dorsalen Theil der Kapsel eines erwachsenen Thieres. NACHET 1/1.

Fig. 119. Längsschnitt durch den Rand eines Stielendes. Fibrilläres Chitin hat sich in der äußersten Haftpapille abgesetzt und auch in die nächste überzugehen angefangen. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 1/1; *D.* NACHET 2/1.

Fig. 120. Längsschnitt durch zwei Haftpapillen. PERÉNYI'sche Lösung. *C.* Cam. NACHET 2/2; *D.* NACHET 1/5.

Fig. 121. Längsschnitt durch den Rand des Stielendes eines nicht erwachsenen Thieres, das an einer *Waldheimia*-Schale befestigt war, wovon die organische Schalensubstanz sowie zwei Mantelpapillen mit ihren feinen Fortsätzen (*x*) übrig waren. Pikrinsalpetersäure, Paraffineinbettung. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/2; *D.* NACHET 1/5.

Fig. 122. Schnitt durch eine von fibrillärer Stielsubstanz umwachsene »Chitinsphäre«. FLEMMING'sche Lösung. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 1/2.

Fig. 123. Schnitt durch zwei »Chitinsphären«. *C.* Cam. NACHET 2/1; *D.* NACHET 1/2.

Fig. 124. Fibrilläres Stielchitin, von der Innenfläche her gesehen. NACHET 1/5.

Fig. 125. Längsschnitt durch den Stiel. *sp*, derjenige Punkt ungefähr, an welchem das fibrilläre Chitin angelegt wird, und wohin sich Bindegewebskanälchen und Bläschenhäufchen sammeln. Viele Bläschenhäufchen, namentlich distale, sind geleert. FLEMMING'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. NACHET 2/1.

Fig. 126. Längsschnitt durch den Stiel innerhalb der fibrillären Cuticula. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. Z. in gl. H. NACHET 2/3; *D.* NACHET 2/3.

Fig. 127. Längsschnitt durch das centrale Bindegewebe. Bläschenhäufchen liegen in weiten Kanälen. Die zwei markirten Linien, welche den linken Zellkanal abgrenzen, sind durch ein Versehen eingezeichnet worden. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin, Eosin. *C.* Cam. HARTNACK 2/7; *D.* HARTNACK 3/7.

Fig. 128. Ein Bläschenhäufchen des centralen Bindegewebes. PERÉNYI'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. NACHET 2/7.

Fig. 129. Centrales Bindegewebe. Längsschnitt durch den Stiel. PERÉNYI'sche Lösung, Hämatoxylin, Eosin. NACHET 2/7.

Fig. 130. Zellen des peripheren Bindegewebes nahe dem centralen. PERÉNYI'sche Lösung. NACHET 2/7.

Fig. 131. Bindegewebszellen aus der Gegend zunächst distal vom Bulbus. PERÉNYI'sche Lösung. NACHET 2/7.

Rhynchonella psittacea (Chemnitz).

Fig. 132. Übersichtsfigur. Fast medianer Längsschnitt durch den Stielapparat. Die Figur ist aus drei verschiedenen Präparaten zusammengesetzt. Erwachsenes Thier. *D.* NACHET 1/1. Etwa zehnfache Vergrößerung.

Fig. 133. Längsschnitt durch den Stielapparat, in einiger Entfernung von der Medianebene. Nicht erwachsenes Thier. Die Fortsätze der Körperhöhle stehen um die Haftsehne herum mit einander in Verbindung (vgl. Fig. 132). NACHET 1/1. Etwa achtfache Vergrößerung.

Cistella cistellula (S. Wood).

Fig. 134. Fast medianer Längsschnitt. *mg*, Magen; *cr*, Crista der Dorsalschale. *C.* Cam. NACHET 2/0; *D.* NACHET 2/1.

Fig. 135. Längsschnitt, ziemlich weit von der Mitte. *C.* Cam. NACHET 2/0; *D.* NACHET 2/1.

Fig. 136. Längsschnitt durch den Seitenrand der Kapsel. Zeigt die Lage des M. adj. dorsalis. *C.* Cam. NACHET 1/1; *D.* NACHET 2|1.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung 169
Geschichtlicher Rückblick 174
Terebratulina caput serpentis (L.) 178
  Allgemeine Organisation des Stielapparates 178
  Das Endothel 185
  Das Bindegewebe 186
    Das centrale Bindegewebe 186
    Das Bindegewebe der Kapsel 189
    Das Bindegewebe der Haftfädchen 190
    Das periphere Bindegewebe 191
    Das Bindegewebe des Stielbulbus 192
    Über das Wachsthum und die Nahrungsverhältnisse des Bindegewebes 193
    Die traubenförmigen Bläschenhäufchen 196
  Das Epithel 201
    Das Epithel des Stieles (sensu stricto) 201
    Das Epithel der Haftfädchen 204
  Die Cuticula 205
    Die Cuticula des Stieles (sensu stricto) 205
    Die Cuticula der Haftfädchen 211
    Reaktionen der Cuticula gegen Säuren und Alkalien 213
  Über die Entwicklung der Haftfädchen 214
Waldheimia cranium (Müller) 221
  Allgemeine Organisation des Stielapparates 221
  Das Bindegewebe 224
    Die traubenförmigen Bläschenhäufchen 225
  Das Epithel 226
  Die Cuticula 227
Rhynchonella psittacea (Chemnitz) 230
Cistella cistellula (S. Wood) 231
Vergleichende Darstellung des Stielapparates der verschiedenen Formen . 233
Zusammenfassung 236
Litteraturverzeichnis 237
Erklärung der Abbildungen 239

Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges.

Von

Erich Jänichen
aus Wolfenbüttel.

Mit Tafel X—XI und 7 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

I. Historisches.

In der reichhaltigen Litteratur über die Turbellarien finden sich verhältnismäßig nur wenige Arbeiten, die den Bau der Augen dieser Thiere näher berücksichtigen. Es mag dieses wohl begründet sein in der zum Theil recht unvollkommenen Entwicklung der gedachten Organe und der daraus resultirenden Schwierigkeit der Untersuchung. Kommen in Folge dessen für den histologischen Bau des Turbellarienauges nur wenige neuere Arbeiten in Betracht, so möchte ich doch eine geringe Anzahl älterer Untersuchungen nicht ganz unberücksichtigt lassen.

Eine der ersten Arbeiten dieser Art ist die von M. SCHULTZE (1849, 1), in der, neben Angaben über Zahl und Lage der Augen, in kurzen Worten das Vorkommen von »brechenden Medien« im Auge der Microstomeen geleugnet wird, eine Behauptung, die LEUCKART (1852, 3) auch für Mesostomum Ehrenbergii bestätigte.

Eine etwas genauere Darstellung des Turbellarienauges gab jedoch bald darauf M. SCHULTZE in seinen Beiträgen zur Naturgeschichte der Turbellarien (1851, 2). Zahl, Lage, Größe, Form und Stellung der Augenflecke wurden eingehend beschrieben. Eine Linse konnte in seltenen Fällen nachgewiesen werden; jedoch genügt nach SCHULTZE der Pigmentfleck in Verbindung mit dem Nerven, um gewisse Lichteindrücke zur Empfindung zu bringen. Als weitere Möglichkeit bemerkte er, dass große Pigmentkügelchen lichtbrechend, bilderzeugend wirken könnten, um eine fehlende Linse zu ersetzen.

Den Augen von Vortex penicillatus O. Schm. schrieb O. SCHMIDT

(1857, 6) eine »deutliche Linse« entschieden zu, eben so denen des Orthostomum siphonophorum (1852, 4).

Dasselbe geschah für Geoplana Burmeisteri von MAX SCHULTZE (1856, 5), indem er sagte: »Die Augen . . . . stellen halbmondförmig gestaltete Pigmentflecke dar, in deren nach außen gerichteter Konkavität ein runder, durchsichtiger Körper liegt, welcher das Licht nicht auffallend stark bricht und in dieser Beziehung ganz dem gleichgelagerten, als Linse zu deutenden Körper unserer Süßwasserplanarien gleicht.«

Eine genauere Untersuchung erfuhr das Auge der Landplanarien durch EL. METSCHNIKOFF (1865, 7). Danach soll das Auge von Geodesmus bilineatus Metschn. bestehen aus: einer, aus sechseckigen, kernführenden Zellen sich zusammensetzenden Pigmentkapsel, einem, aus vier oder mehr Krystallkegeln bestehenden Krystallkörper, der theils in, theils vor jener Kapsel liegt (»das Organ, das bei anderen Planarien von vielen Forschern für eine Linse gehalten worden ist«) und lichtbrechenden Medien, die sich aus der Epithel- und Muskelschicht herleiten, sowie aus der Cornea, die ebenfalls vom Epithel herstammt. Eine Verbindung jenes Krystallkörpers mit dem Nerven, oder irgend welche gangliöse Anschwellungen vor dem Auge konnte METSCHNIKOFF nicht nachweisen.

Wenig Übereinstimmendes mit dieser Beschreibung lieferten die Untersuchungen MOSELEY's über Landplanarien von Ceylon (1874, 9). Das Auge von Bipalium diana hielt er für eine modificirte Zelle, was er aus der Gegenwart eines hellen Kernes in der dunkeln Pigmentmasse erschloss. Nach seiner Idealzeichnung Taf. XV, Fig. 10 setzt sich das Auge aus einer Cornea, der Linse, der Chorioidea, der Retina und aus einer hellen, stark lichtbrechenden Substanz zwischen der Chorioidea und der Linse zusammen. Auch er hat in der Nähe der Augenflecke keine Nervenmasse sehen können.

Diese wies bei den Landplanarien erst BERGENDAL (1887, 31 nach. Letzterer bemerkte über Bipalium kewense Mos. ferner noch: ». . . . der Krystallkegel wird eben so von mehreren kernführenden, keulenförmigen Zellen gebildet«, bestätigt also zum Theil die Angaben METSCHNIKOFF's.

Die Zusammensetzung der Pigmentschale aus sechseckigen, kernführenden Zellen, welche METSCHNIKOFF fand, bestätigte v. KENNEL (1879, 14) für Rhynchodemus terrestris O. F. Müller. Über den Inhalt der Pigmentbecher dieser Landplanarie sagt KENNEL: ». . . . sie sind ausgefüllt mit kleinen Zellen, deren Kerne sich ziemlich deutlich färben«.

Den Bau der Augen von Seeplanarien hat KEFERSTEIN (1868, 8) genauer untersucht. So unterschied er am Auge von Leptoplana tremellaris (Müll.) Oerst. 1) die glockenförmige Pigmentschale, die er auch Chorioidea nannte, 2) die äußere Retina in Gestalt eines feinzelligen, vom Sehnerv gebildeten Ganglions, 3) die im Chorioidealbecher gelegene, homogene innere Retina — das »corpus vitreum« von FRANZ SCHULZE (In de Planar. vivendi ratione etc. Diss. phil. Berlin 1836, p. 37, 38) oder »der Innenkörper« LEYDIG's (Tafeln zur vergl. Anatomie, 1. Heft, Tübingen 1864) —, 4) »vor dieser klar erscheinenden Substanz liegt eine deutlich zellige Masse, Linse, welche den Chorioidealbecher ungefähr zu einer Kugel ergänzt«.

Die Gegenwart einer solchen Linse wurde jedoch von MINOT (1877, 11) entschieden bestritten. Ihm war es nur möglich, eine homogene, strukturlose Masse im Innern des Pigmentbechers nachzuweisen. Dessgleichen leugnet er auch die Verbindung der Augen mit Nerven.

Aufs Neue suchte dann v. GRAFF die Linse im Turbellarienauge nachzuweisen, und zwar für Rhabdocölen (1874, 10) und für die parasitirende Planaria limuli (1879, 12). Es heißt dort p. 204: »Das Auge ist aus einem schwarzen Pigmentbecher und einer Linse zusammengesetzt, welche — wie ich gegen MINOT besonders bemerke — nicht nur bei Planaria Limuli, sondern bei allen Süßwasserplanarien und allen von mir darauf untersuchten Rhabdocölen aus mehreren Zellen besteht.«

Die erste eingehendere Beschreibung des Auges der Süßwasserplanarien gab R. HERTWIG (1881, 16). Nach ihm besteht das Auge aus zwei Theilen, einem schwach pigmentirten, der nach der Mittelebene des Thieres zu gelegen ist und aus einem helleren, farblosen Theile, der unter dem Körperepithel liegt, von diesem aber durch die Basalmembran getrennt ist. Der pigmentirte Abschnitt besteht wieder aus zwei Theilen, einem völlig durchsichtigen Kern, den HERTWIG »Glaskörper« nennt, und aus einer oberflächlichen Schicht von Pigmentzellen, welche den Glaskörper bis auf eine diaphragmaartige Öffnung, auf der Grenze von pigmentirtem und hellerem Theile gelegen, ganz bedecken. Der Glaskörper ist nach ihm kein einheitliches, homogenes Gebilde, sondern aus lauter drehrunden Fasern zusammengefügt, die durch Zerzupfen des Innenkörpers isolirt werden können. Jede einzelne Faser »beginnt« mit einer »trompetenartigen Verbreiterung«, in der stets »aufs deutlichste« ein Kern erkennbar ist. Die Fasern sind so gelagert, dass die Verbreiterungen an das Pigment grenzen, »die entgegengesetzten Enden mit einer haarscharf gezeichneten Linie an der Retina aufhören«. Die Retina ist der zweite, farblose Theil des Auges, der nur von Sehzellen gebildet wird, »welche sich auf der einen Seite« (die nach dem Gehirn gerichtet ist) »in eine Nervenfaser, auf der anderen in einen stäbchenartigen Fortsatz verlängern«. Die Frage, ob dieser Fortsatz gegen den Zellkörper als ein besonderes Stäbchen abgesetzt ist, oder kontinuirlich in ihn übergeht, bleibt unentschieden, wie HERTWIG selber zugesteht. Die Fasern des von außen herantretenden Sehnerven durchsetzen die Retina in sehr unregelmäßiger Weise, wesshalb eine gleichförmige Anordnung der Sehzellen ausgeschlossen ist.

In mehreren Punkten widersprach hierauf JUSTUS CARRIÈRE (1881, 19) für Planaria polychroa Schmidt und Polycelis nigra Ehrbg. Es wird nöthig sein, auf diese Arbeit im Verlaufe der vorliegenden Darstellung ausführlicher einzugehen; hier mag nur erwähnt werden, dass CARRIÈRE von Kernen in den trompetenartigen Verbreiterungen, die er »Kolben« nennt und als hyaline, strukturlose Gebilde beschreibt, nichts gesehen hat, wohl aber konstatirte er — wie auch aus seinen Zeichnungen hervorgeht — den direkten Übergang der Kolben in die Nervenfasern. Für den hellen, dem Pigmentbecher gegen die äußere Körperfläche zu vorgelagerten Theil des Auges, der bis jetzt stets als Retina beschrieben war, führt er die Benennung »Ganglion opticum« ein, das aus zwei Theilen besteht, der nach außen liegenden, aus länglichen Kernen bestehenden Rindenschicht und der von dieser umschlossenen Faserschicht, eine Deutung, die von L. BÖHMIG für Planaria gonocephala Dugès (1887, 32) acceptirt wurde. In Bezug auf das fragliche Ganglion sagt BÖHMIG, dass es aus einem centralen Ballen Punktsubstanz und aus einem peripherischen Belag von Ganglienzellen bestehe, für die er aber auch den Namen »Retinazellen« beibehält. Diese Ganglienzellen sind nach BÖHMIG unipolar, jedoch theilt sich ihr einfacher Fortsatz alsbald in eine Anzahl kleinerer, welche bis auf einen in den Punktsubstanzballen eintreten, um hier wohl mit einander und mit den Fasern des Nervus opticus in Verbindung zu treten. Der erwähnte besondere Theilfortsatz der Ganglienzellen wendet sich gegen die Öffnung der Pigmentschale und erfährt vor dem Eintritt in diese eine mehr oder minder scharfe Knickung. In der Höhlung der Pigmentschale schwillt er zu dem sogenannten Endkolben an. Wie weit diese Angaben mit meinen Untersuchungen übereinstimmen, wird die nachfolgende Schilderung zeigen. Die

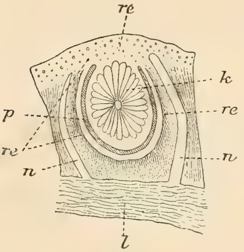
Endkolben beschreibt Böhmig zuerst nicht mehr als hyaline Gebilde, sondern er erkannte in ihnen eine komplicirtere Struktur, die sich — von Einzelheiten abgesehen — im Wesentlichen mit dem von mir Gesehenen deckt, wesshalb hierauf verwiesen werden soll. Eine, seine Beschreibung veranschaulichende Zeichnung hat Böhmig leider nicht gegeben.

A. Lang giebt am Schluss seiner Arbeit über das Nervensystem der Tricladen (1881, 18) auf p. 92, 93 über den Bau der Augen folgendes Résumé: »Die Augen bestehen durchweg aus drei Theilen:

1) aus Sehzellen, welche das letzte Ende des Sehnervs sind und in ihrer Lage mit der Linse der Augen anderer Thiere übereinstimmen;

2) aus einem Pigmentbecher und

3) aus einem, von diesem eingeschlossenen Krystallkörper, der mehr oder weniger deutlich aus Stäbchen zusammengesetzt erscheint. Merkwürdig ist wohl die durch die Art der Innervation des Auges bedingte Lage desselben: Sehzellen, Krystallkörper und Pigmentschale liegen nämlich meist nicht senkrecht über einander, sondern mehr oder weniger horizontal neben einander, so dass die Sehzellen, welche vor der diaphragmaartigen Öffnung des Pigmentbechers liegen, nicht nach oben, sondern seitwärts und nach außen gerichtet sind.«



Textfig. 1.
Abbildung eines Auges von Rhynchodemus. Kopie nach Lang: Das Nervensystem der Tricladen (1881, 16), Taf. VI, Fig. 5. *re*, Retina; *k*, Krystallkörper; *p*, Pigmentbecher; *n*, Nervus opticus; *l*, Längsnerv.

Auf Lang's Taf. VI, Fig. 5 findet sich eine Abbildung des Auges von Rhynchodemus terrestris (Müll.), die wohl über allgemeine Gestaltung, die Lage der verschiedenen Theile des Auges zu einander, die Verbindung mit dem Nerven, jedoch nicht über das Verhalten der Sehzellen genügend Aufschluss giebt (cf. Textfig. 1).

Eine eingehende Untersuchung des Auges der Seeplanarien giebt A. Lang (1884, 24) später in der Monographie über die Polycladen. Neben der Beschreibung der Zahl, Lage und Anordnung der zahlreichen Augen dieser Turbellarien findet auch der histologische Bau der betreffenden Organe weitgehendste Berücksichtigung. Die drei oben genannten Theile finden sich danach auch in diesen Augen. Der Pigmentbecher besteht nur aus einer Zelle; für die in ihm liegenden Kolben, in denen Lang nie Kerne beobachten konnte, verwendet er den Namen »Stäbchenkörper«.

In den größeren Gehirnhofaugen sind meist sieben bis elf, in den kleineren Randaugen nur zwei bis fünf Stäbchenkörper; ihrer Zahl entspricht auch die der nach außen vor dem Pigmentbecher gelegenen Sehzellen, die er »Retinazellen« nennt, weil er die bestimmte Vermuthung ausspricht, dass zwischen Stäbchenkörpern und Retinazellen ein kontinuirlicher Übergang stattfinde, obgleich er es nie klar gesehen hat. Die Zusammengruppirung von zwei Augen bei Pseudoceros maximus Lg. ist erwähnt, und LANG spricht die Vermuthung aus, dass dieselbe durch nachträgliche Theilung von ursprünglich einfachen Augen zu Stande käme.

In seiner Monographie der Turbellarien, I. Rhabdocoelida (1882, 21), erwähnt v. GRAFF zum ersten Male jenen eigenthümlichen Hohlraum zwischen Linse — Glaskörper — und Pigmentbecher, der dadurch zu Stande komme, »dass die Linse nicht den ganzen Becher ausfüllt und der im Leben wahrscheinlich von einer Flüssigkeit erfüllt ist, auf dem Querschnitt jedoch leer erscheint«. Dieses von ihm für Rhabdocölen Festgestellte gilt theilweise auch für dendrocöle Strudelwürmer, wie aus der vorliegenden Arbeit hervorgehen wird.

Die 1884 erschienene Abhandlung IJIMA's (23) ist — so weit sie sich auf den Bau der Augen von Planaria polychroa Schmidt beschränkt — lediglich nur eine Wiederholung dessen, was HERTWIG und CARRIÈRE schon früher festgestellt hatten. IJIMA's Angaben über die Augen von Dendrocoelum lacteum Oerst. und Polycelis tenuis Ij. werden an späterer Stelle Berücksichtigung finden.

Die am Schlusse meiner Abhandlung weiterhin verzeichneten Untersuchungen fügen zu dem vorhandenen Material nichts Neues mehr hinzu, sondern begnügen sich damit, dasselbe in einzelnen Theilen für die eine oder andere Species zu bestätigen, wesshalb sie in diesem historischen Abschnitt übergangen werden können.

Aus der vorstehenden gedrängten, historischen Übersicht ist ersichtlich, dass für sämmtliche auf ihre Augen hin untersuchte Turbellarien als gemeinsames Resultat bleibt, dass das Auge aus dem Pigmentbecher und einem nervösen Apparate besteht; jener bietet, wenn man von geringen Abweichungen absieht, fast stets dasselbe Bild, dieser dagegen unterliegt den mannigfachsten Modifikationen, die für die einzelnen Species mehr oder minder groß sind. In jedem Falle aber wird von dem einfallenden Licht zunächst die Schicht der lichtempfindlichen Zellen — Retinazellen — getroffen, alsdann werden erst die Stäbchen oder Sehkolben erregt; das Auge der Turbellarien ist demnach ein invertirtes Auge.

II. Eigene Untersuchungen.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit bekam ich im Zoologischen Institut der Universität Heidelberg durch Herrn Professor Dr. BÜTSCHLI, und ich entledige mich der angenehmen Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer für die meiner Arbeit zugewandte stete Theilnahme und die reiche Hilfe auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Auch dem Assistenten des Instituts, Herrn Professor Dr. SCHUBERG, danke ich herzlichst für die mannigfachen Rathschläge, die er mir namentlich in Rücksicht auf die Methoden in der freundlichsten Weise gab.

Die Untersuchung erstreckte sich auf folgende Arten:

Planaria gonocephala Dugès 1830,
  (Syn. Pl. aurita Kennel 1889),
Planaria polychroa O. Schmidt 1862,
Dendrocoelum lacteum (Müller) Oerst. 1776,
Polycelis nigra Ehrbg. 1831,
Bipalium kewense Moseley.

Methoden.

Zur Konservirung der Thiere wurden fast sämmtliche der gebräuchlichen Flüssigkeiten auf ihre Wirkung erprobt, jedoch sind nur wenige verwendbar; diese sind Pikrinschwefelsäure, LANG'sche Lösung und Sublimat. Die übrigen, wie z. B. Pikrinessigsäure, Chromosmiumessigsäure, PERÉNYI'sche Lösung, MÜLLER'sche Flüssigkeit wirken höchst nachtheilig auf die Objekte, die letzte geradezu macerirend. Auch Osmiumsäure empfiehlt sich nicht als erstes Konservirungsmittel, da sich in ihr die Thiere oft zu den unförmlichsten Gestalten kontrahiren. Von den drei oben genannten brauchbaren Mitteln erwies sich Pikrinschwefelsäure wieder am vortheilhaftesten. Die Planarien rollen sich in ihr erst von vorn nach hinten auf, alsdann strecken sie sich in der schönsten Weise, so dass sich diese Methode auch zur Erlangung guter Totalpräparate empfiehlt. In der Konservirungsflüssigkeit blieben die Thiere eine bis zwei Stunden, worauf sie ausgewaschen wurden, und zwar die in Pikrinschwefelsäure konservirten in 70%igen Alkohol, die aus der LANG'schen Lösung und aus Sublimat in 70%igen Alkohol, dem Jodtinktur bis zur schwachen Braunfärbung zugesetzt war. Von hier aus war der eingeschlagene Weg ein verschiedener.

1) Die Objekte kamen in toto — nachdem das Hinterende durch Abschneiden als solches bezeichnet war, um nachher das Wiederfinden des Kopfes zu erleichtern — in eines der Färbungsmittel, von denen sich Delaf. Hämatoxylin am besten erwies; in ihm blieben sie bis zu zwei Tagen, wurden dann in der gewöhnlichen Weise zum Schneiden vorbereitet, und die Schnitte dann eventuell in Thionin oder Vesuvinbraun nochmals behandelt.

2) Die ausgewaschenen, mit bezeichnetem Hinterende versehenen Planarien wurden nochmals sechs bis zehn Stunden in Osmiumsäure gebracht, nochmals ausgewaschen und nun entweder in toto in Hämatoxylin zwei bis drei Tage durchgefärbt, dann wie gewöhnlich geschnitten, oder gleich zum Schneiden vorbereitet und auf dem Objektträger in Vesuvinbraun, dann in Boraxmethylenblau von Sahli gefärbt. Hierbei ist es aber erforderlich, dass die Schnitte sehr lange — bis 48 Stunden — in der Farbe verweilen, während das Auswaschen sehr vorsichtig unter steter Kontrolle zu geschehen hat. Die Schnittfärbung mit Boraxmethylenblau wurde auch bei dem unter 1) angegebenen Verfahren angewendet. — Bei dieser Art der Kombination ergiebt sich die Schwierigkeit, nach der Behandlung der Objekte mit Osmiumsäure noch gute Färbungen erzielen zu müssen, was sehr oft nicht gelingt. Dieses wird umgangen bei der

3) Art der Kombination. Die Thiere wurden, nachdem sie ausgewaschen waren, mehrere Tage in Boraxkarmin bis zur totalen Überfärbung gelassen, der nachträgliche Extraktion in $70^0/_0$igen Alkohol plus $^1/_2{}^0/_0$ Salzsäure folgte. Die angefertigten Schnitte wurden auf dem Objektträger dann nochmals zehn Minuten in Osmiumsäure gebracht, die hierauf reducirt wurde durch fünf bis zehn Minuten langes Verweilen in Holzessig. Beides geschah auf dem Wärmschrank. Auf diese Weise erhält man sehr distinkte Kernfärbungen, von der sich die Wirkung der Osmiumsäure, speciell für die nervösen Elemente, sehr vortheilhaft abhebt.

Die Resultate, welche mit der Methylenblaufixation nach den Angaben Bethe's (cf. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XLIV, 1895) erzielt wurden, erreichten längst nicht die auf die obige Weise erhaltenen, obgleich die Planarien bis zu drei Wochen in der arsenfreien Methylenblaulösung gehalten wurden und dann streng nach Bethe's Vorschriften verfahren wurde. Das Fixirgemisch wirkt sehr nachtheilig auf das lebende Thier; desshalb wurde in anderen Fällen zur momentanen Abtödtung Pikrinschwefelsäure verwendet, und dann erst wurden die Objekte sofort in das Gemisch bei — 2° C. gebracht; doch das Resultat war dasselbe ungünstige.

Als Macerationsmittel für die Sehkolben hat sich am besten eine Mischung von 100 ccm Wasser, 1 g Chlornatrium und 1 ccm Essigsäure bewährt.

Zur Entfernung des Augenpigmentes wurden Salpetersäure, schwefelige Säure, chlorsaures Kalium und Salpetersäure, Salzsäure und Grenacher's Gemisch von Glycerin, Salzsäure und Alkohol absol. auf ihre Wirksamkeit geprüft, jedoch ohne jeglichen Erfolg. Die Entfärbung gelang allein mit Wasserstoffsuperoxyd.

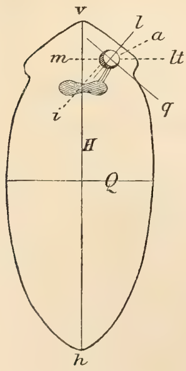
Die Untersuchungen wurden mit einem Mikroskop von Seibert angestellt, und zwar sind die angewandten Vergrößerungen 1090 : 1 durch Kombination der Ölimmersion 1/12 und Ocular III erzielt, und 1500 : 1 mit Hilfe des Apochromat 2 mm und des Ocular 12.

1. Planaria gonocephala Dugès.

Diese Planarie fand sich in großer Menge im Mausbach, einem dem Neckar sehr schnell zufließenden Bächlein, dessen Wasser selbst im Sommer von sehr kühler Temperatur ist. Hier lebt sie unter Steinen in steter Gemeinschaft mit Gammarus pulex. In der Gefangenschaft gedieh sie sehr gut, denn es fanden sich fast während des ganzen Jahres Kokons und junge Thiere im Aquarium.

Allgemeines über das Auge.

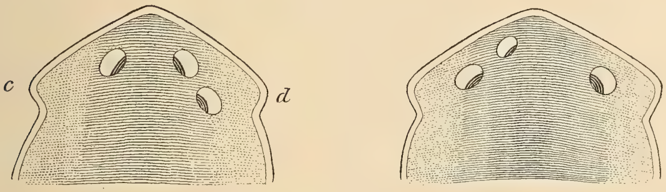
Zur Feststellung mehrerer Bezeichnungen und zur Vermeidung falscher Vorstellungen diene Textfig. 2, die zeigt, was mit Hauptachse (*H*), Querachse (*Q*), vorn (*v*), hinten (*h*), vom Thiere gemeint ist, und was unter Längsachse (*l*), Querachse (*q*), median (*m*), lateral (*lt*), innen (*i*) und außen (*a*) in Bezug auf das Auge allein zu verstehen ist.



Textfig. 2.
Skizze von Planaria gonocephala zur Demonstration der allgemeinen Lageverhältnisse.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung erkennt man im vorderen Theil des dreieckigen Kopfes die beiden Augen. Sie liegen ungefähr in der Mitte zwischen der Verbindungslinie der beiden Auricularfortsätze *cd*, Textfig. 3, und der Spitze des Kopfes, eben so weit von der Hauptachse des Körpers entfernt wie von den Seitenrändern des Kopfes. Vor dem halbmondförmigen Pigment liegt lateral und etwas nach vorn gerichtet der hellere Theil des Auges. Wie aus Schnitten hervorgeht, hat das Auge die Form eines Bechers oder einer Glocke, deren Öffnung nach außen und vorn gekehrt, und deren Wand aus der Pigmentzellenschicht gebildet ist. Dieser Becher liegt etwas schräg nach außen und vorn gerichtet im Körperparenchym, und zwar 0,017 mm unter der Oberfläche.

Ein von Carrière (1882, 19) und Ijima (1884, 23) schon erwähntes Nebenauge ist bei Planaria gonocephala relativ häufig, und zwar scheint in seiner Lage doch eine gewisse Regelmäßigkeit zu herrschen. Am häufigsten tritt es in zwei verschiedenen Lagen auf. Der erste Fall (Textfig. 3) ist der, dass die beiden normalen Augen der Hauptachse des Thieres etwas mehr als gewöhnlich genähert sind, und das Nebenauge dann entweder rechts oder links etwas hinter dem normalen Auge liegt. — Im zweiten Falle (Textfig. 4) sind die beiden Hauptaugen etwas weiter als gewöhnlich von einander entfernt, und das Nebenauge befindet sich vor einem derselben nach der Hauptachse zu gelegen. Diese beiden Fälle sind die relativ häufigsten, ohne dass ich behaupten will, dass sie die einzigen wären.



Textfig. 3. Textfig. 4.

Textfig. 3 und 4. Köpfe von Planaria gonocephala, die Lage der Nebenaugen zu zeigen.

Die Nebenaugen sind stets kleiner als die normalen, nur höchst selten erreichen sie deren Größe; auch bleiben sie in der Ausbildung ihrer einzelnen Theile in so fern hinter den normalen zurück, als sie im Inneren des Pigmentbechers relativ weniger Sehkolben besitzen.

Auf einem Querschnitt durch den Kopf einer Planarie zeigte sich auch einmal ein außergewöhnliches Gebilde neben den beiden normalen Augen, diesen aber ohne Zweifel homolog, an ganz abnormer Stelle, nämlich mitten im Parenchymgewebe (Fig. 28 und 29) dem Nervus opticus *N* des rechten Auges dicht angelagert, und zwar nahe vor dessen Einmündung ins Gehirn. Das Schema Fig. 29 zeigt die Lage dieses »Auges« *o* im ganzen Querschnitt, während Fig. 28 eine detaillirte Zeichnung eines Querschnittes durch dasselbe giebt, aus der man die Zusammensetzung des Pigmentbechers aus mehreren Zellen (*Pz*) an den Zellgrenzen noch erkennt; die Kerne waren zum Theil auf einem früheren Schnitt zu sehen. Das Innere des Pigmentbechers erschien vollständig leer; ob dieses wirklich der Fall war, oder ob er vielleicht von einer gallertartigen Masse erfüllt war, konnte ich nicht entscheiden. Die Möglichkeit der Entstehung eines derartigen Gebildes wird im Abschnitt über die Regeneration erwähnt werden.

Allgemeine Morphologie des Auges.

Wie oben schon gesagt ist, hat das Auge, plastisch betrachtet, die Form eines nach innen abgerundeten Bechers. Dieser Becher ist ganz in das Körperparenchym versenkt und von der Epidermis und von der Muskulatur überdeckt. Seine Länge parallel der Hauptachse des Thieres betrug im Durchschnitt 0,07—0,1 mm, seine Breite parallel der Querachse 0,04—0,06 mm, die Dicke der Pigmentwand variirte zwischen 0,009—0,16 mm. Die innere Höhlung wird im Allgemeinen von den Sehkolben ganz erfüllt, so dass diese die innere Wand des Pigmentbechers erreichen. Jedoch sind die Fälle gar nicht selten, in denen Letzteres nicht der Fall ist, sondern wo zwischen dem Pigmentbecher und den Enden der Sehkolben ein freier Raum bleibt; ob derselbe im lebenden Thier auch vorhanden, und dann vielleicht von einer gallertartigen Masse erfüllt ist, wie v. GRAFF (1882, 21) p. 113 annimmt, oder erst nachträglich unter Einwirkung der Reagentien durch Loslösung der Sehkolben vom Pigmentbecher entsteht, wie CARRIÈRE (1881, 19) p. 163 f. behauptet, bleibt eine offene Frage, auf die aber unten noch einmal zurückgegriffen werden soll. Auch BÖHMIG (1887, 32) sagt, dass die »Endkolben die Pigmentschale vollständig ausfüllen«.

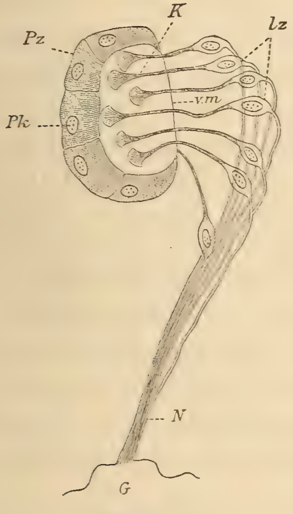
Vor der Öffnung des Pigmentbechers liegt nun die bald als Retina, bald als Ganglion opticum beschriebene nervöse Masse, zu der ein Nervus opticus schräg von der Ventralseite heraufsteigend zieht und so Gehirn und Auge verbindet.

Berücksichtigt man das oben über die Lage des Auges Gesagte, so ergiebt sich, dass ein genauer Querschnitt durch das Auge senkrecht zu dessen Längsachse einen in sich geschlossenen Pigmentring mit innerer nervöser Masse darstellen muss. Der parallel der Hauptachse durch das Auge geführte Schnitt erscheint elliptisch; der nach vorn gelegene Theil der Peripherie enthält jedoch wegen der hier liegenden Retina kein Pigment. Ein Querschnitt durch den Kopf der Planarie dagegen zeigt einen etwas unregelmäßigen Kreis, dessen äußere Peripherie, so weit die hier liegende Retina noch getroffen ist, ebenfalls pigmentfrei ist, die hintersten Schnitte jedoch zeigen auch einen geschlossenen Pigmentring. Ich bemerke noch, dass es mit nicht geringen Schwierigkeiten verknüpft ist, das Auge zur Erlangung richtiger Schnitte genau zu orientiren.

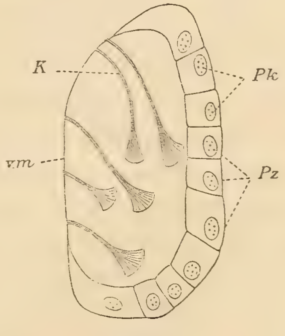
Feinerer Bau des Auges.

1. Der Pigmentbecher.

Dieser Theil des Auges besteht aus einer einfachen Schicht von Pigmentzellen, ein Umstand, der sich zwar nicht an jedem Schnitt erkennen lässt, sondern eine genügende Feinheit desselben voraussetzt. Die einzelnen Pigmentzellen sind dann noch ersichtlich aus den mannigfachen Einschnürungen des Pigmentbechers und den eingelagerten Zellkernen (Textfig. 5 und Fig. 1 *Pk*). Noch deutlicher tritt die Mehrzelligkeit des Pigmentbechers an Schnitten durch Augen hervor, deren Pigment durch lange Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd entfernt war. Fast schematisch sieht man dann Zellgrenzen und Kerne (Textfig. 6 *Pk* und *Pz*).



Textfig. 5.



Textfig. 6.

Textfig. 5. Schema vom Bau des Auges von Planaria gonocephala. *G*, Gehirn; *K*, Sehkolben; *lz*, lichtempfindliche Zellen; *N*, Nervus opticus; *Pk*, Pigmentzellenkerne; *Pz*, Pigmentzellen; *vm*, vordere Augenmembran.

Textfig. 6. Darstellung eines Auges von Planaria gonocephala, in dem die Pigmentschale durch H_2O_2 entfernt war. Pigmentzellen.

Das Pigment der Zellen selbst besteht aus kleinen Kügelchen, die bald mehr hellbraun, bald dunkler, ja schwarz gefärbt sein können. Einen Unterschied in der Größe der Kügelchen, wie ihn Carrière (1881, 19) p. 164 angiebt, habe ich nicht erkennen können, sondern nur eine verschiedene Lagerung derselben. Sie liegen sehr dicht und kompakt an der dem Augencentrum zugewandten Grenze der Zellen, locker dagegen an der abgewendeten Seite. Hier sieht man auch die Kerne *Pk* der Pigmentzellen, so weit sie nicht von Pigment verdeckt sind. An dem äußeren Rande des Pigmentbechers, wo die Pigmentzellen und die vordere Augenmembran (Fig. 1 *vm*) zusammenstoßen, findet ein kontinuirlicher Übergang zwischen beiden Theilen statt, dessen Bedeutung weiter unten erörtert werden soll. Der ganze Pigmentbecher wird von dorsoventralen Muskelzügen und von Parenchymgewebe umhüllt.

2. Die Sehkolben.

Die Zahl dieser Gebilde, welche den Pigmentbecher erfüllen, wechselt mit der Größe des letzteren. In Augen von normaler Größe finden sich gewöhnlich annähernd 20 bis 25 Kolben. Alle nehmen von der vorderen Augenmembran *vm* (Textfig. 5) ihren Ursprung und ragen frei in die Höhlung des Pigmentbechers hinein, indem sie die centrale Wand desselben bald erreichen, bald nicht (Fig. 10 *K*). Wie oben schon gesagt wurde, bleibt nicht selten zwischen dem Pigmentbecher und den Sehkolben ein freier Raum (Fig. 1 und 10 *Ga*), der stets eine gleichartige, schwache Färbung zeigt. Dies möchte wohl die Ansicht von Graff, dass dieser Raum im lebenden Thiere vielleicht von einer gallertigen Masse erfüllt ist, unterstützen.

Ein einzelner Sehkolben bietet das Bild eines Stempels oder eines Pistill. Dieser Vergleich dürfte wohl geeigneter sein, als der mit einem Trichter, wie ihn Carrière anwendet; denn von einer Höhlung ist in dem Gebilde nichts zu entdecken (Fig. 2), auch sind die Ränder der Endverbreiterung meist etwas zurückgeschlagen wie die der Stempelfläche (Fig. 3).

Böhmig (1887, 32) p. 484 ff. beschrieb die Sehkolben von Planaria gonocephala zuerst nicht mehr als hyaline Gebilde, sondern sagt: »Die Fasern verdicken sich zunächst zu einem kleinen, stempelartigen Gebilde, welches zuweilen eine feine Längsstreifung zeigt. Auf diesem sitzt kappenförmig ein halbmondförmiges, fein granulirtes Endstück, zwischen beide schiebt sich noch eine dünne, hyaline Mittelplatte ein.«

Mein Urtheil über diese Gebilde stützt sich theils auf Schnitte, theils auf Macerationspräparate, die sich in der vortheilhaftesten Weise ergänzten. Präparate der letzteren Art erhielt ich auf folgende

Weise. Die abgeschnittenen, frischen Köpfe der Planarien blieben bis drei und auch vier Wochen in der oben bezeichneten Macerationsflüssigkeit. Dann wurde mit Hilfe scharfer Nadeln unter der Lupe ein Auge herauspräparirt, dieses in einen Tropfen Wasser auf den Objektträger gebracht und darüber das Deckglas mit kleinen Wachsfüßchen befestigt. Die einzelnen Sehkolben wurden dann — unter Sprengung des Pigmentbechers — durch leichtes Klopfen auf das Deckglas isolirt. Ein das Deckglas abschließender Paraffinrand ermöglichte dann eine genaue Untersuchung in Wasser, die sich zur Erkennung der im Folgenden zu beschreibenden Details sehr bewährt hat.

Jeder einzelne Kolben besteht aus drei Theilen, dem Stiel *St*, dem Kegelstück *Kg* und der Kolbenplatte *Kp* (Fig. 2 und 9). Nach der oben näher geschilderten Orientirung des Auges und seiner Theile ist die Kolbenplatte das innerste oder centralste, das Kegelstück das mittlere und der Stiel das äußerste Stück des ganzen Sehkolbens. Aus praktischen Gründen soll in der folgenden Beschreibung jedoch die umgekehrte Reihenfolge innegehalten werden.

1) Der Stiel. Die Länge dieses Theiles und somit des ganzen Sehkolbens richtet sich einmal nach der Tiefe des Pigmentbechers und dann nach seiner Lage in demselben, ob er dem Grunde zustrebt oder nach dem äußeren Rande des Pigmentbechers gerichtet ist. Der Stiel des Fig. 2 nach einem Macerationspräparate gezeichneten Sehkolbens maß 0,057 mm; an ihm erkennt man einen dunkleren mittleren Theil, den Achsenfaden *a* und einen hellen *i*, welcher den ersten in Form einer Hülle umgiebt. Der Achsenfaden besteht aus vielen Längsfibrillen, die aber oft so dicht gelagert sind, dass sie einen einheitlichen Strang vortäuschen können. Etwas klarer veranschaulicht diese Verhältnisse noch die größer gezeichnete Fig. 2*a*, die ein Stück des Kolbenstieles darstellt. Kurz vor der Ausbreitung des Kolbens liegt

2) das Kegelstück *Kg* desselben, das dadurch zu Stande kommt, dass der dunkle Achsenfaden sich in mehrere Zweige und Verästelungen büschelartig spaltet und dadurch auch die Hülle entsprechend aus einander drängt. Zwischen die dunkeln, direkt dem Achsenfaden entstammenden Verästelungen des Kegelstückes treten noch hellere, oft netzartig unter einander verbundene Faserzüge. Bei Beginn jener Verzweigung habe ich einmal an einem mit Borax-Methylenblau gefärbten längsgeschnittenen Sehkolben eine knotenförmige Anschwellung bemerkt (Fig. 4*a Kn*), welche wohl im Stande

war, einen im Sehkolben gesuchten Kern vorzutäuschen. Ähnliches hat vielleicht auch Hertwig zur bestimmten Annahme eines solchen verleitet. An dieses Kegelstück schließt sich

3) die Kolbenplatte, die verschieden gebaut sein kann. Eine einfache Auflösung der büschelartigen Verästelung des Kegelstücks in zahllose unter einander netzartig anastomosirende Fasern scheint die Kolbenplatte nach Fig. 2 und 3 zu sein. Der Rand der Platte ist jedoch nicht vollständig glatt, sondern bildet eine schwach gezähnte Linie (*z*, Fig. 2—6, 9). In diese Zähnchen greifen vielleicht die anderer Kolbenplatten ein, wodurch dann ein inniger Kontakt zwischen den einzelnen Sehkolben geschaffen ist (Fig. 1). Fig. 3 zeigt auch noch den nach dem Stiel etwas zurückgeschlagenen Rand *R* der Kolbenplatte, der oben schon erwähnt wurde. Komplicirter gestaltet sich nun aber diese Kolbenplatte auf den Fig. 5 und 9 abgebildeten Längsschnitten durch einen Sehkolben. Das Kegelstück wird dort durch ein dunkler gefärbtes grobkörniges Theilstück, die Haube *Hb* abgeschlossen, diesem folgt ein hellerer, faseriger Theil, das Zwischenstück *Zw*, dem dann erst die endgültige, aus granulirtem Protoplasma bestehende Kolbenplatte aufliegt. In dem in Fig. 5 abgebildeten Sehkolben schien es, als ob sich die stärkeren Fasern des Kegelstücks durch die Haube sowohl wie das Zwischenstück bis zur Kolbenplatte verfolgen ließen. An den Sehkolben in Fig. 4 und 4 *a* konnten Haube und Zwischenstück nicht beobachtet werden.

Sämmtliche hier über den Bau eines Sehkolbens mitgetheilten Thatsachen werden nun durch Querschnitte durch die Gebilde, wie sie in Fig. 1 dargestellt sind, bestätigt. Zur Besprechung eignen sich die etwas größer gezeichneten Fig. 6—8 jedoch besser. In Fig. 8 erkennt man den hier dreilappigen Querschnitt eines Kolbenstieles, am Anfang des Kegelstücks getroffen. Die einzelnen Theile desselben, die Hülle *i*, der Achsenfaden *a* und die einzelnen quer durchschnittenen Längsfibrillen *F*, die sich jetzt als Punkte darbieten, sind deutlich sichtbar. Die Fibrillen hängen unter sich wieder durch ein Netzwerk von Fasern zusammen. Belehrender ist der in Fig. 6 dargestellte Querschnitt. *a* ist wieder der Achsenfaden, *H* die Hülle des Kegelstückes, die sich auf dem Querschnitt natürlich als zusammenhängende Linie ergeben muss, zwischen beiden Theilen erkennt man die durchschnittenen Theile der büschelförmigen Ausbreitung des Achsenfadens im Kegelstück. So weit die Kolbenplatte hier zu erkennen ist, umschließt sie koncentrisch das Kegelstück. Hellere und dunklere, unter sich zusammenhängende Fasern ziehen in der Kolbenplatte von dem Kegelstück bis zum gezahnten Rande der Kolbenplatte *z*.

3. Die vordere Augenmembran.

Wie oben schon angeführt wurde, lässt HERTWIG die Kolben mit »einer haarscharf gezeichneten Linie nach außen« aufhören. BÖHMIG spricht sich über das Vorhandensein oder Fehlen einer den »Innenkörper« abschließenden Membran überhaupt nicht aus, während CARRIÈRE auf p. 164 der schon mehrmals citirten Schrift sagt: »Die Grenze des Ganglions und des Innenkörpers an der Beugungsstelle der Fasern ist meist eine sehr scharfe, doch konnte ich keine Membran wahrnehmen, welche das Innere des Pigmentbechers an dieser Stelle abschlösse und von Fasern durchbrochen würde, so dass ich noch im Zweifel bin, ob die sehr feine Grenzlinie nicht allein durch die hier stattfindende Knickung der Fasern erzeugt wird.«

Nach meinen Präparaten komme ich zu dem Schlusse, dass eine solche vordere Augenmembran auf der Grenze der Öffnung des Pigmentbechers und der davor nach außen liegenden nervösen Masse bestimmt vorhanden ist (Textfig. 5 und Fig. 1 *vm*). Diese sehr dünne Membran scheint hervorgegangen zu sein entweder aus ursprünglich dort gelegenen Pigmentzellen, deren Pigment sich aber auf die benachbarten Zellen des Randes des Pigmentbechers vertheilt hat, so dass hier so zu sagen nur noch die Zellmembranen vorhanden sind, oder aber sie ist entstanden aus langen, in einander übergehenden Ausläufern der Randzellen des Pigmentbechers. Dass eine dieser beiden Auffassungen vielleicht richtig ist, scheint das nicht seltene Vorkommen von zerstreuten Pigmentkügelchen in der vorderen Augenmembran zu beweisen (Fig. 1). Auf allen Schnitten ist die fragliche Membran als scharfe Linie sichtbar, welche in besonderen Öffnungen von Fasern, die direkt in die Kolbenstiele übergehen, durchsetzt wird (Textfig. 5 und Fig. 10). Schräg nach außen vor der Augenmembran liegt dann der letzte Theil des Auges.

4. Die zellig-nervöse Retina.

Ich verstehe unter diesem Ausdruck den von CARRIÈRE als Ganglion opticum beschriebenen Theil des Auges. CARRIÈRE sagt p. 163: »Das Ganglion opticum liegt vom Auge nach außen und seitwärts zwischen dem Epithel und der Öffnung des Pigmentbechers. An dem Ganglion, welches das Auge an Größe etwas übertrifft, lassen sich —

wie an dem Gehirnganglion dieser Thiere — zwei Theile unterscheiden; erstens eine aus länglichen Kernen bestehende Rindenschicht, und zweitens, von dieser umschlossen, eine innere, nur aus feinen Fasern gebildete Masse, welche die Rindenschicht an Größe bedeutend überwiegt. Ob letztere aus Ganglienzellen oder nur aus den Kernen gebildet wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten. Es gelang mir wenigstens nicht, mit Sicherheit Zellkörper oder Zellgrenzen wahrzunehmen. Auch ist die Trennung beider Schichten keine ganz schroffe, sondern einzelne Kerne sind auch in der Faserschicht des Ganglions eingelagert.«

Böhmig führte für dieselben Theile die Namen: »Centraler Ballen Punktsubstanz und peripherisch um denselben gelegene Ganglienzellen — Retinazellen —« ein, wie oben schon des Näheren erörtert wurde.

Beide Forscher haben Recht. In der That sieht man an den Schnitten (Fig. 1, 10 und 12, die letzten beiden von Planaria polychroa, wo die Verhältnisse genau so sind, wie bei Planaria gonocephala) vor dem Pigmentbecher, der vorderen Augenmembran dicht angelagert, eine feinfaserige Masse *Fa* von 0,025—0,036 mm Dicke. Sie breitet sich vor der ganzen Öffnung des Pigmentbechers aus und umgreift denselben auch noch etwas auf der ventralen Seite, wie aus Fig. 12, die aus drei auf einander folgenden Schnitten kombinirt ist, hervorgeht. An der äußeren Peripherie dieser Fasermasse *Fa* liegt die erwähnte »Rindenschicht« von Zellen, deren Grenzen auf meinen Präparaten bald mehr, bald weniger deutlich waren und sich durch dunklere Färbung vor der Fasermasse auszeichneten. Ihre Kerne, deren Dimensionen 0,005 und 0,008 mm im Durchschnitt maßen, heben sich durch sehr distinkte Färbung ihrer Ränder und der Kernkörperchen hervor. Diese lichtempfindlichen Zellen, wie ich sie nennen will, liegen an der Peripherie bald in einfacher, bald in doppelter Reihe. Ganz allgemein schien eine geringe Anhäufung am ventralen Augenrande stattzufinden (Fig. 12). Außerhalb dieser Zellenschicht beginnt sofort das Parenchymgewebe des Körpers.

Von diesen lichtempfindlichen Zellen gehen nun durch die oben näher beschriebene Fasermasse bald gerade, bald etwas gewellt verlaufende Fortsätze aus, von einer durchschnittlichen Breite von 0,001 bis 0,0015 mm, während die Länge je nach der Lage der Zellen wechselte. Diese Zellausläufer treten durch die erwähnten Öffnungen in der vorderen Augenmembran in direkten, kontinuirlichen

Zusammenhang mit den Kolbenstielen, deren Struktur sie auch in den meisten Fällen zeigen. Somit erscheinen die Sehkolben als letzte Ausläufer jener vor dem Pigmentbecher gelegenen lichtempfindlichen Zellen, eine Deutung, die in dem Abschnitt über die Regeneration der Augen eine weitere Begründung erfahren wird. Somit kann ich den Zusammenhang, den Böhmig zwischen seinen Retinazellen und den Sehkolben erkannte — so weit man ohne Zeichnung zu urtheilen in der Lage ist — bestätigen. Dass dieser Zellausläufer sich jedoch theilt, und von den Theilungsprodukten nur der stärkere Faden in den Kolben übergehen soll, wie Böhmig angiebt, habe ich bei keiner der untersuchten Arten beobachten können.

Carrière beobachtete jenen Zusammenhang zwischen Zellen und Sehkolben noch nicht, wesshalb auch auf seinen Zeichnungen die Fortsetzung der austretenden Kolbenstiele sich in der Fasermasse verlor. Für die ganze Auffassung der Sehkolben und jener lichtempfindlichen Zellen ist der Zusammenhang aber sehr wichtig; denn daraus geht hervor, dass Kerne, welche in den Verbreiterungen der Sehkolben verschiedentlich gesucht worden sind, dort überhaupt nicht vorzukommen brauchen, da sie in jenen Zellen schon gelagert sind. Nach der den Sehkolben entgegengesetzten Seite tritt nun jede der lichtempfindlichen Zellen mit einer Nervenfaser des Nervus opticus in direkte Verbindung, so dass auf diese Weise die Perception von Lichteindrücken und die Deutung jener Zellen und Fasern als »zellig-nervöse Retina« ermöglicht wird.

5. Der Nervus opticus.

Die Verbindung des Auges durch diesen Nerven mit dem Gehirn ist sowohl von Hertwig, als auch von Carrière und Böhmig in gleicher Weise beobachtet worden; sie lässt sich auch bei vollständigen Serien mit Leichtigkeit feststellen, da sich das Nervengewebe von seiner Umgebung stets deutlich abhebt, und zwar entweder dadurch, dass es sich nicht färbt oder nach Osmiumbehandlung jene leichte Bräunung zeigt.

Der Nerv entspringt aus einem etwas vorspringenden Theil des Gehirns, nahe der Verbindungskommissur der beiden Hirnhälften (Textfig. 5); er steigt bei einer durchschnittlichen Breite von 0,01 bis 0,018 mm schräg nach vorn und außen empor, geht unter dem Pigmentbecher hindurch und biegt dann mit seinen Fasern in die zellig-nervöse Retina. Ob sich in seinen Verlauf zwischen Gehirn und Retina ein specifisches Ganglion opticum einschaltet, als welches dann die am ventralen Rande des Pigmentbechers meist zahlreicher gelegenen Zellen (Fig. 10 und 12) vielleicht zu deuten wären, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden; immerhin halte ich jedoch das Vorkommen eines derartigen Ganglions für unwahrscheinlich und die Zugehörigkeit jener Zellen zur Retina für natürlicher. Die sich mit den Zellen der Retina verbindenden Nervenfasern, die nach ihrem Austritt aus dem Gehirn einen einheitlichen Nerven bilden, treten jede einzeln zu einer Retinazelle (Textfig. 5 und Fig. 12).

Ich will nicht unterlassen, auf die großen Schwierigkeiten noch hinzuweisen, die Einem bei der genauen und sicheren Feststellung der Verhältnisse der Retina und des Nerven aus den vielen Muskelzügen *M* erwachsen, die sich selbst in der nervösen Partie befinden. Ihr homogenes Aussehen und ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen kennzeichnet sie jedoch meistentheils noch den Nervenfasern gegenüber.

2. Planaria polychroa O. Schmidt.

Alles, was bis jetzt über Planaria gonocephala gesagt wurde, gilt auch in genau derselben Weise für diese Planarie. Nur in zwei nebensächlichen Punkten konnte ich eine Abweichung beobachten. Hinsichtlich der auch vorn in der Mitte des der Auricularfortsätze entbehrenden Kopfes gelegenen Augen ist zu bemerken, dass sie der Hauptachse des Thieres etwas mehr genähert sind, als bei der vorhin betrachteten Planaria gonocephala. Im Übrigen stimmen aber die Lageverhältnisse des Auges und seiner Theile, sowie deren Größenverhältnisse und Gestalt vollständig mit den beschriebenen überein.

Auch der feinere Bau der Augen von Planaria gonocephala kehrt bei Planaria polychroa wieder; nur im Bau der Kolben findet sich eine geringe Abweichung (Fig. 11). Man erkennt an ihnen auch die Zusammensetzung aus den drei Stücken: Kolbenstiel, Kegelstück und Kolbenplatte, und findet auch in den ersten beiden Theilen die gleichen Strukturen, die oben beschrieben wurden. Jedoch die dunkle Haube und das hellere Zwischenstück, welche in den Sehkolben von Planaria gonocephala häufig zu beobachten waren (Fig. 5 und 9), fehlten hier stets, so dass im Sehkolben von Planaria polychroa auf die büschel- oder garbenartige Ausbreitung des Achsenfadens im sogenannten Kegelstück sofort die endgültige Kolbenplatte *Kp* folgt, die sich hier auf dem Längsschnitt eines Kolbens durch dichte netzförmige Faserung, in der blassere und dunklere Fasern zu unterscheiden sind, auszeichnet. Am Rande geht die Kolbenplatte auch wieder in eine scharf gezähnte Linie *z* über.

Dann findet sich noch mit großer Regelmäßigkeit an den Sehkolben, oder richtiger gesagt an den Ausläufern der lichtempfindlichen Zellen, dicht vor der vorderen Augenmembran eine knötchenartige Anschwellung *Kn*. Gleich darauf erfolgt die Durchsetzung der genannten Membran und der Übergang in den Kolbenstiel.

In Bezug auf die zellig-nervöse Retina und den Augennerv herrscht wieder vollkommene Übereinstimmung mit dem oben Mitgetheilten.

3. Dendrocoelum lacteum (Müll.) Oerst.

Das über das Auge von Planaria gonocephala im allgemeinen Theil und in dem Abschnitt über die allgemeine Morphologie des Auges Berichtete behält auch seine Gültigkeit für Dendrocoelum lacteum, wenn hinzugefügt wird, dass sich die Augen etwas mehr von der Hauptachse entfernen, als es dort der Fall war, so dass sie den Seitenrändern des ebenfalls dreieckigen Kopfes näher stehen als der Hauptachse.

Ich wende mich darum gleich zu dem feineren, histologischen Bau des Auges und thue dieses auch nur so weit, als sich Unterschiede von den obigen Ergebnissen feststellen lassen.

Der Pigmentbecher ist an seiner ventralen Region etwas sackartig ausgebuchtet, was aus der breiteren Lage des Pigments im ventralen Theil des Pigmentbechers in Fig. 14 und 15 zu erkennen ist. Im Allgemeinen ist die Wand des Pigmentbechers nicht so dick wie bei den zuerst besprochenen Arten, während die Pigmentkügelchen selbst kleiner und auch lockerer zusammengepakt sind. Die Mehrzelligkeit des Pigmentbechers ist an einzelnen, sehr spärlichen Zellgrenzen (Fig. 14 *Pz*) noch zu erkennen; außerdem spricht aber auch hier das Vorhandensein mehrerer Kerne (*Pk*), die dem Pigmentbecher dicht anliegen, für dessen Zusammensetzung aus vielen Zellen.

Die Sehkolben erfahren bei Dendrocoelum lacteum eine eigenthümliche Modifikation. Schon Ijima (1884, 23) schreibt darüber: »Von der Grenze zwischen der Becherhöhle und dem Ganglion opticum aus erstrecken sich in die Höhle unregelmäßige, dicke Stäbe von ganz demselben Aussehen wie die Kolben von Planaria polychroa. Die Stäbe spalten sich hier und da und verschmelzen mit einander, so dass Zwischenräume von rundlicher, langgestreckter oder verästelter Gestalt zu Stande kommen. Diese Räume enthalten entweder Körnchen oder sind vollständig klar wie Vacuolen. An dem Boden des Bechers ist die homogene Substanz der Stäbe vollständig verschmolzen. Einen direkten Zusammenhang zwischen den Stäben und den Fasern des Sehnerven oder des Ganglion opticum habe ich nicht sehen können.« — Mit dieser Beschreibung der Sehkolben stimmt meine Untersuchung sehr wenig überein. Die fraglichen Gebilde sind bei Dendrocoelum lacteum nicht mehr stempelförmig, weisen auch nicht mehr die Gliederung in jene drei Theile auf, sondern zeigen einen wesentlichen anderen Bau. Sie sind, wie Ijima ganz richtig angiebt, stabförmig, an dem, dem Grunde des Pigmentbechers zugekehrten freien Ende abgerundet, während das entgegengesetzte breit an der vorderen Augenmembran endet, indem sich der Querschnitt des ganzen Gebildes dort auch gewöhnlich etwas verbreitert im Vergleich zum freien Ende (Fig. 14 und 15). Obgleich nun hier der Name »Sehkolben« für diese Theile des Auges streng genommen nicht passend erscheint, soll er doch wegen der Analogie mit den Kolben der anderen Arten beibehalten werden.

Man erkennt auch hier wieder in den Sehkolben einen dunkeln Achsenfaden (*a*, Fig. 13), der jedoch nicht aus einzelnen, fest auf einander liegenden Längsfibrillen besteht, sondern eine komplicirtere Struktur aufweist. Auf einem Längsschnitte durch den Sehkolben zeigt der Achsenfaden eine klar hervortretende, netzige Struktur. Die einzelnen Fäden der vielen Maschen zeigen an ihren Verbindungspunkten kleine Knötchenbildungen, die durch ihre dunklere Färbung hervortreten und in zwei fast parallele Längsreihen angeordnet sind (*Kb*, Fig. 13). Über diesem Achsenfaden, der also plastisch die Gestalt eines mehr oder weniger regelmäßigen Cylinders hat, liegt seine den Zeichnungen von Planaria gonocephala und polychroa entsprechende Hülle *i*, die hier aber viel mehr als dort zur Geltung kommt und auch dieselbe Struktur wie der Achsenfaden aufweist, jedoch etwas schwächer gefärbt ist. Ein Blick auf Fig. 13 giebt genügend Aufschluss über diese Verhältnisse.

Außer diesen beiden Theilen sieht man an dem Sehkolben eine weitere, sehr dicke und fein radiäre gestreifte äußerste Hülle. Es ist fraglich, ob man diese Hülle des Sehkolbens dem Zwischenstück oder der Kolbenplatte analogisiren darf. Fig. 14 zeigt in der oberen Ecke auch einen Sehkolben im Querschnitt; es ist nicht schwierig, an ihm die oben erwähnten Theile wiederzufinden. Der

Schnitt beweist außerdem noch, dass die Hülle und der Achsenfaden des Kolbenstieles unter sich wieder durch mannigfache Anastomosen im Zusammenhange stehen. Ich möchte an dieser Stelle nochmals hervorheben, dass sich zur Erkennung dieser feinen Strukturen die Untersuchung des Objekts in Wasser viel besser eignet, als die in Damarlack oder Kanadabalsam.

Die Höhlung des Pigmentbechers hat sich hier, so weit sie nicht von Sehkolben erfüllt ist, viel deutlicher, wenn auch nur schwach gefärbt (*Ga*), als bei den übrigen Planarien. Es spricht dieses vielleicht dafür, dass das Auge von Dendrocoelum lacteum mehr von der oben erwähnten gallertigen Masse erfüllt ist, als die Augen der besprochenen Arten.

Die vordere Augenmembran (*vm*, Fig. 14 und 15) erkennt man auch hier wieder; nicht so deutlich jedoch den Durchtritt der Sehkolben durch dieselbe. In dieser Beziehung scheint bei Dendrocoelum lacteum auch eine Verschiedenheit zu bestehen gegenüber den oben besprochenen Verhältnissen. Wie aus Fig. 14 hervorgeht, geht die der vorderen Augenmembran zustrebende Faser der lichtempfindlichen Zelle nicht in das ganze basale Ende des Sehkolbens über, sondern diese Kommunikation besteht nur zwischen ihr und dem Achsenfaden des Kolbens.

Die lichtempfindlichen Zellen der zellig-nervösen Retina treten in relativ geringerer Anzahl auf; im Allgemeinen ist ihre dichtere Lagerung am ventralen Rand des Pigmentbechers häufiger zu beobachten (Fig. 15), was vielleicht wieder zur Annahme eines Ganglion opticum verleiten könnte. Da aber auch diese Zellen ihre Ausläufer direkt in das Innere des Pigmentbechers senden, so dürfte wohl ihre Beschaffenheit als Ganglienzellen fraglich erscheinen.

Die hier nicht besonders hervorgehobenen Punkte stimmen mit denen von Planaria gonocephala und polychroa überein.

4. Polycelis nigra Ehrbg.

1. Allgemeines über die Augen.

Über die Augen dieser Turbellarie berichtet CARRIÈRE auf p. 171: »An dem Vorderende und den beiden Seitenrändern des Kopfendes, und zwar an der Kante, welche die flache Sohle mit dem gewölbten Körper bildet, liegt bei Polycelis nigra eine große Anzahl schwarzer Pigmentflecke. Dieselben sind kegelförmig bis halbkugelig gestaltet, und über sowie vor ihnen nimmt man einen hellen Hof wahr, welcher durch lokale Verminderung des unter dem

Epithel abgelagerten Pigments hervorgebracht wird. Am besten sind diese Flecke bei den braunen Spielarten von Polycelis nigra wahrzunehmen, wo sie sich von der Umgebung sehr scharf abheben. Sie sind unregelmäßig gelagert sowohl in Beziehung auf den seitlichen Abstand von einander, als auch in so fern sie nicht immer in einer Linie, sondern auch zuweilen zu mehreren über einander stehen. Ferner findet sich ein Unterschied in Gestalt und Größe, indem die vorderen Pigmentflecke mehr kegelförmig, die hinteren etwas flacher und länger sind. Auch die Zahl ist keine konstante, sondern nach den einzelnen Exemplaren und selbst an den beiden Körperhälften eines Individuums verschieden.« Carrière fand bei einem Exemplar auf der einen Seite 26, auf der anderen 43 theils größere, theils kleinere Augen; zwei von mir darauf hin untersuchte ergaben die Zahlen 8 und 12, das andere 20 und 35, die Variabilität in der Zahl der Pigmentflecke ist also sehr groß.

Mit den obigen Ausführungen stimmen meine Beobachtungen vollständig überein; ich füge nur noch hinzu, dass die Öffnung der einzelnen Pigmentbecher nicht wie bei den bisher betrachteten Formen schräg nach vorn und auswärts gerichtet ist, sondern — so weit sie an den Seitenrändern liegen — in die Richtung der Querachse, vorn am Kopfrande jedoch mehr in die Richtung der Hauptachse fällt.

2. Feinerer Bau des Auges.

Die Pigmentschale weicht hier zum ersten Male in ihrem Bau wesentlich von den oben beschriebenen Verhältnissen ab; sie unterscheidet sich nämlich von ihnen abgesehen von ihrer relativ geringeren Größe — so betrug der Durchmesser durchschnittlich nur 0,023 mm — durch ihre Einzelligkeit. Mehrere Pigmentzellen in dem Pigmentbecher nachzuweisen, ist mir nie möglich gewesen. Es geht dieses auch schon daraus hervor, dass man an der Peripherie des Pigmentbechers stets nur einen dem Pigment dicht angelagerten Kern findet (*Pk*, Fig. 16 und 20). Das Pigment der Pigmentzelle ist nicht in jedem Auge übereinstimmend, sondern in den weiter nach hinten gelegenen lockerer und grobkörniger.

Die Sehkolben zeigen im Polycelis-Auge ebenfalls ein anderes Verhalten. Carrière beschrieb das Innere des Pigmentbechers auf p. 171 noch als »strukturlose und hyaline Kugel« mit einem Durchmesser von 0,009—0,01 mm. Jedoch Ijima (1884, 23, p. 436—438) wies schon nach, dass die homogene Kugel aus meist zwei Kolben bestehe, zu denen sich eine zutretende Faser jedes Mal verfolgen ließe. Dieses entspricht auch dem, was meine Präparate zeigen. In dem Pigmentbecher findet man zwei bis vier Kolben (*K*, Fig. 20), jedoch von einfacherem Bau, als bei den oben betrachteten Formen. Die äußere Gestalt der Kolben ist der bei den Sehkolben von Planaria polychroa sehr ähnlich, obgleich sich die drei Theile — Stiel, Kegelstück und Kolbenplatte — nicht scharf gegen einander absetzen. Ein deutlich differenzirtes Kegelstück habe ich nur einmal beobachten können; es ist dargestellt in dem untersten Kolben des oberen Auges in Fig. 20. Gewöhnlich boten die Sehkolben das in Fig. 17 gezeichnete Bild. Zwei Theile sind demnach an ihnen zu unterscheiden, ein dunkler, scharf umgrenzter, der dem Kolbenstiel nach den bisherigen Beschreibungen gleich ist. Man unterscheidet an ihm auch den dunkeln Achsenfaden *a*, der auch aus mehreren Längsfibrillen zusammengesetzt erscheint und seine Hülle *i*. An dem, dem Inneren des Pigmentbechers zugekehrten Ende des Kolbenstieles findet sich eine kleine Anschwellung (*An*). Auf diese folgt das der Kolbenplatte analoge Stück *Kp*, aus netzartig unter einander verbundenen, strahligen Fasern zusammengesetzt. Diese Kolbenplatte zeigt mehr oder weniger eine nierenförmige Gestalt.

Ein Blick auf die in Fig. 20 abgebildeten Augen, welche auf einem Querschnitt durch das Thier beisammen lagen, lehrt sofort, dass die eben beschriebene Form eines Sehkolbens durchaus nicht so konstant ist, wie bei den betreffenden Organen der Planaria-Arten. In dem oberen Auge sieht man außer dem in seiner Abweichung schon weiter oben näher beschriebenen unteren Kolben noch einen zweiten, der sich jener Beschreibung auch nicht fügt. Es ist dieses der mittlere, der sich seiner äußeren Gestalt nach wieder mit den Sehkolben von Planaria polychroa deckt, in allen seinen Theilen aber von derselben Struktur und Färbung ist, so dass seine Unterscheidung in Stiel und Kolbenplatte danach nicht zu erkennen wäre. Ein ähnlich gebauter Sehkolben ist noch der mittlere im unteren Auge derselben Figur, während der darüber liegende einen Kolbenstiel überhaupt nicht erkennen lässt; dieser ist jedenfalls nicht mit geschnitten worden. Dass die einzelnen Kolben mit Fasern nach außen in Verbindung stehen, wie Ijima angiebt, geht auch aus meinen Zeichnungen hervor.

Ein eigenthümliches, bisher nicht beobachtetes Verhalten zeigen die Sehkolben noch in Bezug auf ihre Lagerung zum Pigmentbecher. Waren dieselben in ihrem Vorkommen bislang nur auf die Höhlung des Pigmentbechers beschränkt, so sieht man hier, dass einzelne Sehkolben bald nur bis zur Hälfte im Pigmentbecher liegen, andere liegen ganz außerhalb davor oder daneben, ein Umstand, der erschließen lässt, dass eine vordere Augenmembran hier fehlen muss, was auch den Befunden entspricht. Es ist dieses eine Erscheinung, die von Hirudineen ja schon länger bekannt ist; von ihnen weiß man, »dass man in dem Vorderende des Körpers unter dem Epithel theils dicht neben einem Auge, theils davon weit entfernt häufig Innenkörper vereinzelt oder zu kleinen Gruppen vereinigt antrifft, die, nicht von Pigment umgeben, anscheinend frei in den Geweben liegen« (cf. Carrière [1885, 25] p. 27). Auch Meyer (1892, 39, p. 567) untersuchte später genauer an Hirudineenaugen jene »hellen Zellen«, die nicht im Inneren des Auges gelegen und mit starkem Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet sind.

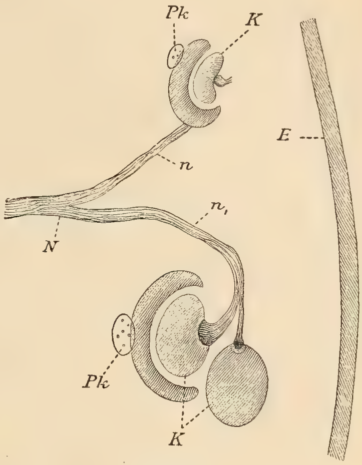
Von einer zellig-nervösen Retina in dem obigen Sinne habe ich im Polycelis-Auge nichts finden können. Zwar liegen in der Umgebung des Pigmentbechers mehrere Kerne (*Ke*, Fig. 20), die auch Carrière auf seinen Zeichnungen als Kerne von Ganglienzellen deutet, ohne jedoch irgend welches Argument dafür beizubringen, von denen ich aber keine Analogie mit denen der besprochenen Augen finden konnte.

In Fig. 16 liegen auch zwei, vielleicht Zellen angehörige Kerne (*Ke*) im Verlauf einer Nervenfaser, ein Verhalten, das ich sonst nicht wiedergesehen habe, so dass ich es nicht der Retina der besprochenen Arten zur Seite stellen kann. Die vor dem Auge liegende Fasermasse *Fa*, die dann derjenigen einer zellig-nervösen Retina entsprechen würde, ist in ihrem Auftreten ziemlich konstant.

Die sich mit den Sehkolben in Verbindung setzenden Nervenfasern zeigen eine verschiedene Art des Zutritts. Entweder treten sie, nachdem sie sich von einem größeren Nerven abgezweigt haben (Fig. 20 oben), von der ventralen Seite des Pigmentbechers der Öffnung desselben zu, oder sie biegen dorsalwärts um den Augenbecher herum (unteres Auge) und setzen sich so mit den Sehkolbenstielen in Verbindung. Ein dritter Fall ist der (Fig. 16), dass ein größerer Nerv (*N*) sich dicht am Pigmentbecher oder etwas näher an der Hauptachse in zwei kleinere Äste (*n*) theilt; diese gehen um den Pigmentbecher, indem sie ihn umgreifen, herum und senden so ihre Fasern in das Auge. Der abgebildete Schnitt streift das Auge nur noch, wesshalb von einer Höhlung des Pigmentbechers und von Sehkolben nichts mehr zu bemerken ist; beides lag auf früheren Schnitten. — Nun muss ich noch eine letzte Art des Nervenzutritts erwähnen, die ich auch mehrere Male beobachtete und in der Textfig. 7 dargestellt habe. Hier theilt sich auch ein größerer, zwischen zwei Augen gelegener Nerv in zwei kleinere Aste, von denen der eine das obere, der andere das untere Auge versorgt.

Eine Verbindung der Augen in der Kopfregion durch den Nerven mit dem Gehirn habe ich zweimal beobachten können, und zwar an dem Fig. 16 abgebildeten Auge.

Ich will nicht unterlassen, auf die Schwierigkeit hinzuweisen, welche sich einem bei der Feststellung dieser Verhältnisse durch den äußerst reichen, subcutanen Nervenplexus entgegenstellen. Dieser findet sich überall, aber namentlich stark an den Seitenrändern des Körpers in Gestalt eines vielmaschigen Netzes, dessen Fasern oft dieselbe Stärke wie die Augennerven besitzen, so dass es angestrengter Untersuchung bedarf, um beide mit Sicherheit aus einander halten zu können.



Textfig. 7.
Zwei von einem gemeinsamen Nerven versorgte Augen von Polycelis nigra. *E*, Epidermis; *n* u. *n,*, Zweige des Anfangs einheitlichen Nerven *N*. Sonst wie bei Fig. 5.

5. **Bipalium kewense Moseley.**

Das mir zur Untersuchung vorliegende, bereits in Sublimat konservirte Exemplar war mir aus der hiesigen Institutssammlung überlassen worden; es war im Botanischen Garten der Universität Heidelberg gefunden worden.

Die Lage und Stellung der äußerst zahlreichen Augen von Bipalium wurde von Moseley (1874, 9, p. 144—146) und von Bergendal (1887, 31) sehr genau untersucht, so dass ich ihren Ausführungen nichts Neues hinzuzufügen in der Lage bin. Der Vollständigkeit wegen will ich hier nur kurz wiederholen, dass die Augen eine drei- bis vierreihige Zone am Kopfrande bilden, aber auch an den Seiten des Thieres, jedoch nie auf dem Rücken, in ein oder zwei Längsreihen bis zum hintersten Ende sich finden. Die größten Augen liegen am Kopfe und dicht hinter demselben.

Hier stehen sie auch enger zusammen als in der hinteren Hälfte des Körpers. Jeder Pigmentbecher hat die Form einer hohlen Halbkugel, deren Wölbung nach innen liegt, deren flache Seite nach außen gekehrt ist und hier auch die Öffnung besitzt (Fig. 18).

Auch an dem Auge von Bipalium sind jene bekannten Theile zu unterscheiden, der Pigmentbecher, die Sehkolben und die nervöse Masse. Die Größenverhältnisse waren bei einem Exemplar folgende: Die Dicke des Pigmentbechers betrug 0,006 mm, sein Querdurchmesser 0,023 mm, die Entfernung von der vorderen Augenmembran *vm* (Fig. 21) bis zum Grund des Pigmentbechers 0,026 mm, die Länge eines Sehkolbens endlich 0,012 mm.

Was den feineren Bau des Auges angeht, so ist hinsichtlich des Pigmentbechers zunächst zu bemerken, dass er auch wie bei Polycelis nigra nur von einer Pigmentzelle, deren Kern (*Pk*, Fig. 18 und 21) dem Pigment dicht anliegt, gebildet wird. Dieses erkannte schon MOSELEY, indem er den ganzen Pigmentbecher als eine modificirte Zelle betrachtete. Die hintere Grenze (*H*) der Pigmentzelle ist meistentheils sehr deutlich zu erkennen.

Im Inneren des Pigmentbechers liegt nun »der Krystallkegel« BERGENDAL's (1887, 31, p. 6). Nach meinen Präparaten wird derselbe aus drei bis sechs Sehkolben gebildet, die meistentheils die in Fig. 18 abgebildete Form zeigen. Auf ein als Kolbenstiel zu unterscheidendes Theilstück (*St*), das eine Sonderung in Achsenfaden und Hülle nicht erkennen lässt, wohl aber noch einzelne Längsfibrillen zeigt, folgt eine Kolbenplatte (*Kp*) von ovaler Gestalt mit deutlicher Längsstreifung, in der einzelne Fasern durch ihre Dicke und durch stärkere Färbung sich vor den anderen auszeichnen. Ein als Kegelstück zu deutendes Mittelstück zwischen beiden Theilen fehlt auch hier. Einen eigenthümlich gebauten Kolben mit dreitheiliger Kolbenplatte zeigt Fig. 19. Vielleicht ist derselbe durch Verwachsung dreier ursprünglich getrennter Kolben entstanden.

Betrachtet man noch den etwas schrägen Querschnitt in Fig. 21, so erkennt man auch hier die einzelnen Theile mit Leichtigkeit. In dem Pigmentbecher liegen drei vollständig getroffene, sichere Sehkolben mit dem dunkeln Kolbenstiel (*St*) in der Mitte, der in dem oberen Querschnitt eine Spaltung in zwei Äste (st und st_1) zu zeigen scheint, und der um ihn herum liegenden Kolbenplatte (*Kp*), die in dem größten der gezeichneten Kolben ein anormales Verhalten in so fern zeigt, als sie nicht rund, sondern in mehrere Spitzen ausgezogen ist. Die zwischen der vorderen Augenmembran und den eben beschriebenen Kolben noch vorhandene, in zwei Partien deutlich gegliederte streifige Masse stellt jedenfalls noch Reste übriger Sehkolben dar, die entweder nur angeschnitten, oder von den übrigen Kolben verdeckt sind. Dieselbe Deutung dürfte auch wohl für die bei *a* vorhandenen Strukturen berechtigt sein.

Eine gallertige Masse zwischen Kolben und Pigmentbecher, die bei den Planarien in Gestalt jener homogenen Färbung zu beobachten war, findet sich hier eben so wenig wie bei Polycelis nigra; wenigstens erscheint der fragliche Raum stets leer. Ein isolirtes Auftreten von Sehkolben außerhalb des Pigmentbechers, wie es bei Polycelis nigra beobachtet wurde, findet hier nicht statt, obgleich eine vordere Augenmembran auch nicht immer zu finden ist. So ist dieselbe sehr gut zu erkennen in Fig. 21, wo sie sich als deutliche, dunkle Linie zu erkennen giebt; auch hier scheint sie — wie oben näher ausgeführt wurde — eine feine Ausbreitung der Zelle des Pigmentbechers darzustellen. In Fig. 18 jedoch war eine Grenze zwischen dem Inneren des Pigmentbechers und der nervösen Masse nicht zu erkennen.

Der letzte Bestandtheil des Auges, die zellig-nervöse Retina, zeigt auch hier wieder ein abweichendes Verhalten. Man sieht (Fig. 18) zwischen dem Auge und dem Parenchym eine deutlich faserige, entschieden nervöse Masse von ziemlich bedeutender Dicke (*Fa*); sie biegt in der Richtung nach dem vorderen Körperende um das Auge herum und scheint hier von mehreren Zellen (*lz*), die den lichtempfindlichen Zellen der übrigen Arten zu analogisiren sind, auszugehen. Zu diesen Zellen treten auf der entgegengesetzten Seite die Fasern eines stärkeren Nerven (*N*), der sich jedoch nicht bis ins Centralorgan verfolgen ließ, obgleich der Schnitt in der Gegend desselben geführt war. Bergendal hat an den Seiten der von ihm untersuchten Augen bisweilen »ganglienartige Anschwellungen« gefunden; vielleicht sind dieselben mit jenen lichtempfindlichen Zellen identisch. Eine direkte Verbindung jedoch einer einzelnen Faser mit einem Sehkolben habe ich nicht beobachten können, obgleich dieselbe per analogiam wohl anzunehmen ist.

Einen principiellen Unterschied im Bau der vorderen Augen im Vergleich zu den hinteren habe ich weder bei Bipalium noch bei Polycelis gefunden; die letzteren sind nur etwas kleiner als die ersteren und enthalten auch meistens eine geringere Zahl von Sehkolben.

In kurzen Worten ist das Resultat der obigen Untersuchung folgendes: Die lichtempfindlichen Organe der fünf untersuchten Arten zeigen in ihrem Bau principielle Übereinstimmung in so fern, als die Hauptbestandtheile — der Pigmentbecher, die Sehkolben, die nervöse Masse und der Nerv — bei allen in derselben gegenseitigen Lage angetroffen werden. Die ersten drei Arten, Planaria gonocephala, Pl. polychroa und Dendrocoelum lacteum haben nur zwei, vor dem Gehirn gelegene Augen, die letzten beiden Arten Polycelis nigra und Bipalium kewense haben zahlreiche Augen an beiden Seitenrändern des Körpers, die Augen der drei ersten sind relativ größer als die der letzten. Der Pigmentbecher ist vielzellig bei den ersten drei, einzellig dagegen und bedeutend flacher bei den letzten Arten.

Die Sehkolben sind bei den beiden ersten Arten stempelförmig und aus drei deutlichen Theilen, dem Kolbenstiel, dem Kegelstück und der Kolbenplatte zusammengesetzt. Bei Planaria gonocephala ist zwischen Kegelstück und Kolbenplatte sehr häufig noch eine dunkle Haube und ein helles Zwischenstück zu beobachten. Der Stiel zeigt bei beiden Arten eine Sonderung in den Achsenfaden und die Hülle. Eigenthümlich modificirt sind die stabförmigen Sehkolben von Dendrocoelum lacteum, Achsenfaden und Hülle stellen hier faserig-netzige Cylinder dar, über welche eine, vielleicht dem Kegelstück oder der Kolbenplatte analoge, dicke äußere Hülle gelagert ist. An den Sehkolben von Bipalium und Polycelis ist ein Kegelstück fast nie beobachtet worden. Kerne fehlten stets in den Kolben.

Die Sehkolben durchsetzen bei den meisten Arten eine die Höhlung des Pigmentbechers abschließende vordere Augenmembran, die bei Polycelis nigra jedoch fehlt, wodurch das Auftreten einzelner Kolben außerhalb des Pigmentbechers ermöglicht wird.

Vor dieser vorderen Augenmembran liegt eine zellig-nervöse Retina, die in allen Fällen aus zwei Theilen besteht, einer hellen Fasermasse und den davor oder seitlich daneben gelegenen lichtempfindlichen Zellen, die sich mittels direkter Ausläufer nach der einen Seite mit den Sehkolben in Verbindung setzen, nach der anderen mit den Fasern des Nervus opticus. An Klarheit und Deutlichkeit überwiegen diese Verhältnisse bedeutend bei den drei ersten Arten.

Regenerationsversuche an Planaria gonocephala.

Die von Carrière an Planaria polychroa in dieser Richtung angestellten Untersuchungen bewogen mich, diese Frage an Planaria gonocephala auch genauer zu studiren, da mir genügend Material zu Gebote stand. Ich schnitt den ausgestreckten Thieren die Köpfe bis hinter die Auricularfortsätze ab und brachte sie dann unter möglichst geeignete Verhältnisse, in durchlüftete Glasgefäße, die außer dem Wasser noch kleine Steine und einige Wasserpflanzen enthielten. Hier gewannen die nach der Amputation sehr lethargischen Thiere bald ihre frühere Lebhaftigkeit wieder. An jedem zweiten Tage konservirte ich dann zwei der eingesetzten Exemplare und fertigte ausnahmslos Querschnitte durch das regenerirte Vorderende an. Mit dem 22. Tage war das Auge vollständig in allen seinen Theilen regenerirt. Der neugebildete Körpertheil unterscheidet sich am lebenden Thiere schon äußerlich dadurch von dem übrigen, dass er fast weiß erscheint, das Pigment im Körper also noch nicht ausgebildet ist. Dieses stimmt auch überein mit einer Angabe METSCHNIKOFF's (1883, 22, p. 346), dass die jungen Planarien (Pl. polychroa) als vollkommen farblose Würmchen geboren werden.

Es ist nun nicht richtig, wenn man von vorn herein gleich annimmt, dass man durch Konservirung der Thiere von zwei zu zwei Tagen auch wirklich auf einander folgende Stadien der Entwicklung des Auges erhält. So zeigte sich bei meinen Versuchen ein sechs Tage altes Auge bedeutend weiter entwickelt, als ein neun Tage altes. Es hängt dieses jedenfalls davon ab, dass man nicht genau das gleiche Stück bei jedem Thier abschneiden kann, sondern dabei größere oder geringere Unregelmäßigkeiten begeht, sodann aber auch sicher von der Individualität der Thiere selbst, sowie von den äußeren Bedingungen, unter denen sie leben müssen. Ich stellte die Regenerationsversuche zweimal an, indem ich das eine Mal die Thiere am zweiten, vierten, sechsten etc. Tage konservirte, das andere Mal am dritten, fünften etc.

Über die Entwicklung der Augen findet sich in den Arbeiten über Entwicklungsgeschichte der Turbellarien begreiflicherweise nur sehr wenig. SELENKA (1881, 20), der seine Untersuchungen an den marinen Planarien Leptoplana tremellaris O. F. Müller, Eurylepta cristata Quatrefages, Leptoplana Alcinoi O. Schmidt und Thysanozoon Diesingii Grube anstellte, sagte über die Entstehung dieser Organe: »Die Augen entstehen als Ektodermgebilde. — Bei Leptoplana tremellaris geschieht die Pigmentablagerung in den vorderen Augenzellen, schon ehe dieselben aus dem Niveau der übrigen Ektodermzellen ins Innere getreten sind, so dass ihre Herkunft vom Ektoderm leicht nachweisbar ist; die hinteren Augenzellen erhalten erst später, nachdem die Ganglien schon verschmolzen sind, Ablagerungen von rothbraunen Pigmentkörnchen.« Nach SELENKA ist also das Auge in allen seinen Theilen ektodermalen Ursprungs, eben so das Gehirn, wie er gegen HALLEZ (1879, 15) und die Gebr. HERTWIG (1881, 17, p. 32), nach deren Angaben das Gehirn mesenchymatöser Herkunft sei, hervorhebt. — Auch LANG (1884, 24) behauptet für die jungen Polycladen oder Polycladenlarven, dass nach dem Ausschlüpfen keine Augen mehr entstehen, sondern dass die ersten derartigen Gebilde im Embryo »in dem schon als Körperepithel differenzirten Ektoderm entstehen«. In Gestalt zweier kleiner und unansehnlicher Pigmentflecke treten nach ihm auch bei Discocelis tigrina Lang die ersten zwei Augen im Ektoderm am sechsten Tage auf, in der Zeit vom siebenten bis neunten Tage senken sie sich etwas in das Mesoderm ein, während am zwölften Tage die sehr auffälligen Augenflecke »von schüsselförmiger Gestalt« sich schon bedeutend tiefer gegen die Medianlinie zu in das Mesoderm eingesenkt haben. Nach LANG entstehen also die ersten zwei bis drei Augen der Polycladen im Ektoderm, wandern nachher in das Mesoderm, wo dann alle übrigen Augen durch Theilung der zuerst auftretenden entstehen. — Nach GOETTE (1886, 27), der die Entwicklung von Stylochopsis pilidium Goette untersuchte, sind die verschiedenen Theile des Auges jedoch nicht desselben Ursprungs. Er sagt darüber: ».. . Diese Pigmentanhäufungen schienen mir nicht im Ektoderm zu entstehen, sondern jede von ihnen in Form einer flachen Schüssel der Innenfläche einer Ektodermzelle anzuliegen, also eigentlich dem Entoderm anzugehören. Jene Ektodermzelle bläht sich aber alsbald auf, wird klar, stark lichtbrechend, und ragt dann aus dem Ektoderm nach innen vor; der lichtbrechende Körper des Auges wird also jedenfalls vom Ektoderm geliefert. Eine vollständige Ablösung desselben vom Ektoderm habe ich an meinen Larven nicht beobachten können.« Danach wären also die Pigmentzellen entodermaler, die lichtbrechenden Theile (resp. die Kolben) ektodermaler Herkunft. — Unter den Rhabdocölen sind nach v. GRAFF's (1882, 21, p. 115) Untersuchungen die linsenlosen Pigmentaugen der Acoela und der Microstomida zweifellos dem Epithel, die Pigmentaugen wie die linsentragenden Augen aller übrigen Formen jedoch dem Parenchym angehörig.

Aus meinen Untersuchungen ergab sich nun Folgendes: An den Exemplaren vom zweiten bis fünften Tage konnte ich trotz aller Bemühungen auf den Querschnitten nichts finden, was mit einer Augenanlage auch nur die entfernteste Ähnlichkeit gehabt hätte. Ich will damit nicht behaupten, dass auf diesen Stadien auch wirklich noch nichts Derartiges vorhanden sei, aber da sich noch kein Pigment gebildet hat, wird dieses allererste Stadium wohl kaum in der Parenchymmasse aufzufinden sein. Auf Schnitten durch sechs Tage alte Köpfe war die Anlage eines Auges zuerst zu erkennen, da ich aber später in einem neun Tage alten Exemplar jedenfalls noch einfachere und ursprünglichere Verhältnisse fand, mögen diese zunächst Berücksichtigung finden.

Man bemerkte da (Fig. 25) eine Gruppe von fünf Zellen (*Pz*) mitten im Parenchym gelegen, deren scharf kontourirte Kerne deutlich hervortraten, und die ziemlich reichlich Pigment gebildet hatten. Sie sind jedenfalls aus gewöhnlichen Parenchymzellen hervorgegangen, die in der Umgebung reichlich liegen. Außer diesen Pigmentzellen sieht man noch eine andere Gruppe länglicher Zellen von der Umgebung sich abheben, welche je einen langen Fortsatz besitzen. Es ist auch jetzt schon zu vermuthen, dass letztere Zellen die späteren lichtempfindlichen Zellen (*lz*) sind, die ihre Fortsätze aber noch nach verschiedenen Richtungen senden. Das in Fig. 26 gezeichnete Schema zeigt die Lage (*o*) dieser Zellen in Beziehung zu dem Gehirn und zur Epidermis.

Ein weiteres Entwicklungsstadium zeigen die, drei auf einander folgende Schnitte darstellenden Zeichnungen in Fig. 22–24. Sie stammen von Querschnitten durch ein sechs Tage altes regenerirtes Vorderende. Hier haben sich die in Fig. 25 noch zerstreut gelegenen Pigmentzellen (*Pz*) schon zu einem kleinen Pigmentbecher zusammengruppirt, dessen Abschluss durch eine vordere Augenmembran (*vm*) schon deutlich zu erkennen ist. Vor der Öffnung des Pigmentbechers erkennt man auch schon die zellig-nervöse Retina mit der Fasermasse (*Fa*) (Fig. 24) und den lichtempfindlichen Zellen (*lz*), deren charakteristische Fortsätze auf diesem Stadium schon sämmtlich nach der Öffnung des Pigmentbechers gekehrt sind, was in Fig. 25 noch nicht der Fall war. Einzelne Stücke von Sehkolben, die hier im Pigmentbecher schon auftraten, ließen noch nichts über ihre Herkunft vermuthen; ihre morphologische und genetische Bedeutung wurde erst durch ein in Fig. 27 abgebildetes acht Tage altes Auge genügend klar gestellt, aus welchem hervorgeht, dass die oben schon ausgesprochene Behauptung, dass lichtempfindliche Zellen und Sehkolben jedes Mal ein morphologisches Ganze bilden, an Wahrscheinlichkeit bedeutend gewinnt, zumal es mir bei diesen Regenerationsversuchen auch niemals gelang, einen Kern in den sich bildenden Kolben wahrzunehmen. Noch bestimmter ist jedoch die Vermuthung CARRIÈRE's, dass die Kolben umgewandelte Kerne seien, auf Grund dieser Ergebnisse zurückzuweisen. Die ebenfalls schon oben ausgesprochene Vermuthung, dass die vordere Augenmembran von sehr langen, dünnen Ausläufern der Randzellen des Pigmentbechers gebildet werde, oder von einer dünnen membranösen Ausbreitung dieser Zellen, scheint Fig. 27 auch zu bestätigen, einmal durch die allmähliche Verjüngung der Pigmentzellen, die an die fragliche Membran angrenzen, sodann durch das Auftreten von Pigmentkörnchen in der letzteren.

Diese von neun, sechs und acht Tage alten Augen eben geschilderten Verhältnisse scheinen wirklich drei charakteristische Stadien in der Regeneration der Augen zu sein, denen sich als letztes das fertig regenerirte Auge noch zugesellt, das genau wie das normale gebildet ist, so dass ich darauf nicht einzugehen brauche. Im Allgemeinen ist die Regeneration mit 20 bis 24 Tagen vollendet, ich habe aber auch schon an 15 Tage alten Köpfen voll entwickelte Augen gefunden, eine Unregelmäßigkeit, die ja oben schon näher erörtert wurde.

Nach diesen Bemerkungen ist auch die Möglichkeit des oben beschriebenen, in Fig. 28 abgebildeten, abnormen Auges leicht verständlich, indem sich versprengte Pigmentzellen hier zu einem Pigmentbecher gruppirten, ohne jedoch, wegen Fehlens lichtempfindlicher Zellen, den Charakter von Sehorganen dadurch gewonnen zu haben.

Über die Regeneration des Nervus opticus konnte ich nur so viel feststellen, dass derselbe vom Gehirn aus seinen Ursprung zu nehmen scheint, in der Richtung gegen das Auge weiter regenerirt und dort mit den Fasern und lichtempfindlichen Zellen in Verbindung tritt. Der regenerirte Nerv ist relativ bedeutend schwächer als der normale; auch das Auge erlangt für gewöhnlich nicht vollkommen die Größe des normalen.

Die Anlage von Pigmentzellen sowohl, wie von lichtempfindlichen Zellen erfolgt demnach, so weit meine Untersuchungen reichen, stets im Parenchym des Körpers; von einer Einstülpung der Epidermis konnte nichts beobachtet werden. Bin ich nun auf Grund meiner Befunde auch nicht im Stande, weder die eine Ansicht, dass das Auge in allen seinen Theilen vom Ektoderm abstamme, noch die andere, dass nur die lichtempfindlichen Zellen ektodermal, die Pigmentzellen jedoch mesodermal oder entodermal seien, mit Sicherheit zu unterstützen — da ich ja beide Anlagen im Parenchym gefunden habe, und da der Schluss von der Regeneration auf die Ontogenie nicht in allen Fällen sicher ist — so glaube ich doch an eine ektodermale Herkunft der lichtempfindlichen Zellen, zumal der Umstand, dass sie auf den Querschnitten der Epidermis stets mehr genähert sind als die Pigmentzellen, eine schwache Stütze dieser Ansicht sein kann. Die Pigmentzellen dagegen halte ich auch für mesodermale Gebilde. Diese Deutung stimmt auch mit der Annahme MEYER's (1892, 39) überein, nach der die hellen Zellen des Hirudineenauges vom Ektoderm sich ableiten (p. 575).

Kurzer Überblick über den Bau der Augen der Plathelminthen und ihre Beziehung zu den Hirudineenaugen.

Die Untersuchungen über den Bau der Augen der Rhabdocölen, der Tricladen und Polycladen ergeben principielle Übereinstimmungen. Alle stimmen in dem Vorkommen und der gegenseitigen Lage der wichtigsten Theile — dem Pigmentbecher, den Stäbchen oder Kolben und den Retinazellen — überein. Zwar hat BÖHMIG (1890, 35) bei den meisten Rhabdocölen außer diesen Theilen noch besondere Zellen, die er »Linsenzellen« nannte, gefunden. Sie lagen auf der Grenze der Kolben und der »Retinaganglienzellen« und waren von sehr verschiedener Form, so dass sie BÖHMIG der Formveränderung fähig hielt. Für diese Zellen finden sich nun zwar keine analoge bei den übrigen Turbellarien, doch ist dies kein durchgreifender Unterschied, da sie bei den Rhabdocölen auch nicht regelmäßig vorhanden sind, so fehlen sie z. B. den Mesostomeen.

Vergleicht man andererseits die von BÜRGER (1890, 36) näher untersuchten Augen der Nemertinen, so findet sich wiederum eine überraschende Übereinstimmung mit den Turbellarienaugen. Nach BÜRGER senden die vor den Augen gelegenen Ganglienzellen, die durch je eine Fibrille mit dem Gehirn in Verbindung sind, einen Fortsatz mit einer spindelförmigen Anschwellung an einen lichtbrechenden, schwer tingirbaren Krystallkegel, vor dem ein stäbchenartiges Gebilde sitzt. Sämmtliche Theile sind auch im Planarienauge vorhanden, wenn man die spindelförmige Anschwellung mit der Knotenbildung in dem Fortsatz der lichtempfindlichen Zelle bei Planaria polychroa vergleicht, den Krystallkegel als Kegelstück, und das Stäbchen als Kolbenplatte im Planarienauge deutet. In sämmtlichen Klassen ist die Ausbreitung dieser Gebilde in dem Pigmentbecher, der bald einzellig (Bipalium, Polycelis, viele Rhabdocölen, die meisten Polycladen), bald vielzellig (Planarien, Nemertinen) ist, dieselbe: die Stäbchen oder Kolben sind mit ihren breiten Enden dem Inneren des Pigmentbechers zugekehrt, indem sie die Wand desselben bald erreichen (Nemertinen), bald einen Zwischenraum zwischen sich und jener lassen (Turbellarien), der bei den meisten Formen von einer gallertigen Masse vielleicht erfüllt ist. Eine vordere Augenmembran ist nur bei Tricladen beobachtet worden. Auch die Trematodenaugen zeigen, obwohl sie einfacher und relativ kleiner sind, keine wesentlichen Unterschiede im Vergleich mit den obigen. Die gegenseitige Lage der einzelnen Theile aller Plathelminthenaugen bedingt, dass sie sämmtlich invertirte Augen sind.

Die Parallele zwischen den Augen der Plathelminthen und den Hirudineenaugen ist von Meyer bereits gezogen worden, einmal in Rücksicht auf den ähnlich beschaffenen, vielzelligen Pigmentbecher, dann wegen der Vergleichbarkeit der »Sinneszellen«. In den letzteren homologisirt Meyer die Kapseln der hellen Zellen mit den Stäbchenbildungen bei Rhabdocölen, Polycladen und Nemertinen — was auch auf die Sehkolben der Planarien auszudehnen ist —. Diese Vergleichung wird begründet 1) durch die übereinstimmende Lage der Gebilde, 2) durch ihre Gestalt, 3) durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Tinktionsmittel.

Der vordere, den Kern enthaltende Theil der hellen Zellen wird homologisirt mit den kegelförmigen Zellen der Polycladen und den Krystallkegeln der Nemertinen — und mit demselben Recht wohl mit den lichtempfindlichen Zellen der Retina bei Tricladen.

Berücksichtigt man dann noch den von Meyer p. 575 gelieferten Nachweis, dass auch das Hirudineenauge wenigstens zum Theil als invertirt zu betrachten ist, so ergiebt sich aus den angeführten Punkten eine beachtenswerthe Beziehung im Bau der Augen bei Plathelminthen und Hirudineen.

Heidelberg, im Juli 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. M. Schultze, Über die Microstomeen. in: Archiv f. Naturgesch. Bd. XV, 1. 1849.
2. M. Schultze, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald 1851.
3. R. Leuckart, Mesostomum Ehrenbergii. in: Archiv für Naturgesch. Bd. I. 1852.

4. O. Schmidt, Neue Rhabdocölen aus dem nordischen und adriatischen Meere. in: Sitzungsber. der math.-naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. II, 9. 1852.

5. M. Schultze, Beiträge zur Kenntnis der Landplanarien. in: Abhandl. der Naturforsch. Gesellsch. in Halle. Bd. IV. 1856.

6. O. Schmidt, Zur Kenntnis der Turbellaria rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeeres. in: Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. XXIII, 2. Heft. 1857.

7. El. Metschnikoff, Über Geodesmus bilineatus nob. (Fasciola terrestris O. F. Müller?), eine europäische Landplanarie. in: Bulletin de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. T. IX, 1865.

8. Keferstein, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. in: Abhandl. d. Kgl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen. Bd. XIV. 1868.

9. Moseley, On the Anatomy and Histology of the Landplanarians of Ceylon. in: Phil. Transactions of the Royal Society of London. 1874.

10. v. Graff, Zur Kenntnis der Turbellarien. in: Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

11. Minot, Studien an Turbellarien. in: Arb. aus dem zool. Inst. zu Würzburg. Bd. III, 3. Heft. 1877.

12. v. Graff, Kurze Mittheilungen über fortgesetzte Turbellarienstudien. in: Zool. Anz. Bd. II. 1879.

13. A. Lang, Das Nervensystem der marinen Dendrocölen. in: Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. I. 1879.

14. J. v. Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodemus terrestris O. F. Müller und Geodesmus bilineatus Metschn. in: Arb. aus dem Zool. Inst. zu Würzburg. Bd. V, 2. Heft. 1879.

15. P. Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. in: Travaux de l'Institut zoologique de Lille. Fasc. II. 1879. 4.

16. R. Hertwig, Das Auge der Planarien. in: Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XIV. Supplementheft 1. 1881.

17. O. u. R. Hertwig, Die Cölomtheorie. in: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. Neue Folge Bd. VIII, 1. 1881.

18. A. Lang, Das Nervensystem der Tricladen. in: Mittheil. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. III. 1881.

19. Carrière, Die Augen von Planaria polychroa Schmidt und Polycelis nigra Ehrbg. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1881.

20. Selenka, Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Zool. Studien. II. Leipzig 1881.

21. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

22. Metschnikoff, Die Embryologie von Planaria polychroa. in: Diese Zeitschrift. Bd. XXXVIII. 1883.

23. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen. in: Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

24. A. Lang, Die Polycladen. in: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Bd. XI. 1884.

25. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.

26. Silliman, Beobachtungen über die Süßwasserturbellarien Nordamerikas. in: Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

27. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. I. Entwicklungsgeschichte von Stylochopsis pilidium. 1886.
28. Ijima, Über einige Tricladen Europas. in: The Journal of the College of Science imperial University Japan. Vol. I. Tokyo 1887.
29. Hallez, Embryogenie des Dendrocoeles d'eau douce. in: Mémoires de la Société des Sciences de Lille. 4. Série. T. XVI. 1887.
30. Kennel, Untersuchungen an neuen Turbellarien. in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III, 3. Heft. 1887.
31. Bergendal, Zur Kenntnis der Landplanarien. in: Zool. Anz. Bd. X. 1887.
32. Böhmig, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. in: Zool. Anz. Bd. X. 1887.
33. Wendt, Über den Bau von Gunda ulvae (Planaria ulvae Oerst.). in: Archiv für Naturgesch. Bd. LIV, 1. 1888.
34. v. Graff, Pelagische Polycladen. in: Diese Zeitschr. Bd. LV. 1890.
35. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. in: Diese Zeitschr. Bd. LI. 1890. Auch: Arb. a. d. Zool. Inst. zu Graz. Bd. IV. Nr. 1. 1890.
36. Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. in: Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
37. Collin, Über Planaria alpina (Dana). in: Sitzungsber. der Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin. 1891.
38. Lehnert, Beobachtungen an Landplanarien. in: Archiv für Naturgesch. Bd. LVII, 1. 1891.
39. Meyer, Beiträge zur Kenntnis des Hirudineenauges. in: Spengel, Zool. Jahrb. Abth. für Anat. u. Ontog. Bd. V, 1. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

a, Achsenfaden des Kolbenstieles;
E, Epidermis;
F, Längsfibrillen im Achsenfaden des Kolbenstiels;
Fa, Fasermasse der zellig-nervösen Retina;
G, Gehirn;
Ga, gallertige Masse zwischen Pigmentbecher und Sehkolben;
H, mediane Hülle des Pigmentbechers;
Hb, Haube im Sehkolben;
i, Hülle des Kolbenstieles;
K, Sehkolben;
Kg, Kegelstück derselben;
Kp, Kolbenplatte;
Kn, knotenartige Anschwellung des Kolbenstiels;
lz, lichtempfindliche Zellen der zellig-nervösen Retina;
M, Muskelzüge;
N, Nerv;
P, Pigmentbecher;
Pk, Kern der Pigmentzelle;
Pz, Pigmentzelle;
St, Kolbenstiel;
vm, vordere Augenmembran;
z, gezahnte Linie am Rand der Kolbenplatte;
Zw, Zwischenstück des Sehkolbens.

Tafel X.

Fig. 1—3 und 9 Vergrößerung 1090 : 1; die übrigen 1500 : 1.

Fig. 1—9. Planaria gonocephala Dugès.

Fig. 1. Ein schräger Querschnitt durch das linke Auge, so dass die vordere Augenmembran (*vm*) auch getroffen worden ist. Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Osmiumsäure, Hämatoxylin.

Fig. 2. Isolirter Sehkolben. In Wasser untersucht. Macerirt in: 100 ccm $H_2O + 1$ ccm $C_2H_4O_2 + 1$ g NaCl.

Fig. 2*a*. Ein Stück des Stieles, größer gezeichnet.

Fig. 3. Isolirter Sehkolben, mit nach dem Kolben etwas zurückgeschlagenem Rande *R*.

Fig. 4—9. Schnitte durch Sehkolben.

Fig. 4—5. Längsschnitte. Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Osmiumsäure, Vesuvinbraun, Borax-Methylenblau.

Fig. 6—8. Querschnitte. Behandlung wie bei Fig. 1.

Fig. 6. Vollständiger Querschnitt des Sehkolbens.

Fig. 7. Querschnitt eines einfacher gebauten Kolbens.

Fig. 8. Querschnitt des Kolbenstiels.

Fig. 9. Längsschnitt. Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig.

Fig. 10—12. Planaria polychra O. Schmidt.

Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Osmiumsäure, Hämatoxylin, Vesuvinbraun.

Fig. 10. Das rechte Auge, wie es sich im Querschnitt durch den Kopf darstellt.

Fig. 11. Ein Sehkolben im Längsschnitt aus demselben Präparate, größer gezeichnet.

Fig. 12. Fortsetzung von Fig. 10, aus drei auf einander folgenden Schnitten kombinirt, um die Ausbreitung der zellig-nervösen Retina zu zeigen.

Fig. 13—15. Dendrocoelum lacteum (Müller) Oerst.

Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Hämatoxylin, Thionin.

Fig. 13. Ein Sehkolben im Längsschnitt. *Kb*, knotenartige Bildungen in den Fasern des Achsenfadens *a* und der Hülle *i*.

Fig. 14. Das rechte Auge im Kopfquerschnitt.

Fig. 15. Ein späterer Schnitt, der die Ausbreitung der zellig-nervösen Retina zeigt.

Fig. 16—17. Polycelis nigra Ehrbg.

Behandlung: Lang'sche Lösung, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig.

Fig. 16. Ein eben noch angeschnittenes Auge im Querschnitt durch den Körper. *n*, *n*, Verzweigungen des größeren Nerven *N*.

Fig. 17. Ein Kolben im Längsschnitt. *An*, knopfartige Anschwellung des Kolbenstieles vor Beginn der Kolbenplatte *Kp*.

Fig. 18—19. Bipalium kewense Moseley.

Behandlung: Sublimat, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig.

Fig. 18. Ein Auge im Querschnitt durch den Körper, mit längsgeschnittenen Sehkolben.

Fig. 19. Ein abnormer Sehkolben im Längsschnitt.

Tafel XI.

Vergrößerung 1500 : 1.

Fig. 20. Zwei Augen im Längsschnitt auf einem Querschnitt durch den Körper von Polycelis nigra. *Ke*, Kerne, die vielleicht lichtempfindlichen Zellen angehören. Behandlung: Lang'sche Lösung, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig.

Fig. 21. Ein Auge im schiefen Querschnitt von Bipalium kewense. *st* und st_1, Verästelungen des Kolbenstiels *St*. Behandlung: Sublimat, Hämatoxylin.

Fig. 22—27. Regenerirende Augen von Planaria gonocephala.

Fig. 22—24. Schnitte durch sechs Tage alte Augen im Kopfquerschnitt. *Pr*, protoplasmatischer Inhalt der Pigmentzellen *Pz*. Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Hämatoxylin.

Fig. 25. Schnitt durch ein neun Tage altes Auge im Kopfquerschnitt. Behandlung wie Fig. 22.

Fig. 26. Schema von Fig. 25, um die Lage jener Zellen im ganzen Schnitt zu zeigen (*o*).

Fig. 27. Ein acht Tage altes Auge im Querschnitt durch den Kopf. Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Borax-Methylenblau, Vesuvinbraun.

Fig. 28. Ein drittes, abnormes »Auge« von Planaria gonocephala, tief im Parenchym gelegen. Behandlung: Pikrinschwefelsäure, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig.

Fig. 29. Schema von Fig. 28, um die Lage des dritten »Auges« im Kopfquerschnitt zu veranschaulichen (*o*).

Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden.

Von

H. Rievel,

Kgl. Kreisthierarzt in Marburg i. H.

Mit Tafel XII—XIV und einer Figur im Text.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Es ist eine längst bekannte Thatsache, dass viele Thiere die Fähigkeit besitzen, verloren gegangene Körpertheile zu ersetzen. Gegen Ende des 18. Jahrhunderts wurden bereits Versuche in dieser Richtung an Polypen und Seesternen angestellt, wobei auch die für die damalige Zeit sehr merkwürdige und überraschende Entdeckung gemacht wurde, dass selbst Theilstücke dieser Thiere befähigt waren, zu vollständigen Exemplaren auszuwachsen. Die Versuche wurden an anderen Thieren wiederholt, und man wandte sich zunächst naturgemäß niederen Formen zu; von diesen wurden meistens Anneliden benutzt, wohl aus dem Grunde, weil sie leicht zu beschaffen waren, und weil zum Theil ihre Zartheit und Durchsichtigkeit die Vorgänge bei der Regeneration gut zu beobachten gestattete. Durch zahlreiche Experimente von BONNET, GOETZE, GINANNI, MÜLLER und GRUBE wurde ein großes Regenerationsvermögen bei den Anneliden festgestellt, dergestalt, dass selbst Theilstücke befähigt waren, ein neues Vorder- und Hinterende zu bilden. Obgleich es dieser Lehre nicht an zahlreichen Gegnern fehlte, denen die Versuche missglückt waren, so ist deren Richtigkeit doch durch mehrfache Versuche von BÜLOW, HORST und FIELD und anderen Forschern in den letzten Decennien einwandsfrei festgestellt worden.

Die älteren Forscher hatten sich mit der einfachen Feststellung des Regenerationsvermögens begnügt, in neuerer Zeit suchte man sich jedoch eine Vorstellung davon zu machen, wie diese Processe vor sich gingen, d. h. von welchen Körpertheilen die neu gebildeten

Organe ihren Ursprung nähmen. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, ich nenne z. B. diejenigen von WILSON (9) und KOWALEVSKI (54) an Lumbriciden, von v. WISTINGHAUSEN (98) an Polychäten und von VEJDOVSKÝ (88) an Oligochäten, zeigen übereinstimmend, dass der Mitteldarm im Embryo aus dem Entoderm hervorgeht, und dass sowohl der Vorderdarm wie auch der Enddarm durch eine Einstülpung des Ektoderms entsteht, welche schließlich mit den geschlossenen Enden des Mitteldarmes jederseits verschmelzen und so eine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt bewerkstelligen.

Man war nun allgemein der Ansicht, dass bei der Regeneration die neu zu bildenden Organe in derselben Weise entständen, wie im Embryo, d. h. dass der neue Vorderdarm resp. Enddarm durch eine Einstülpung des Körperepithels gebildet werden müsste. Dieser Ansicht trat F. v. WAGNER (91) entgegen, indem er behauptete, dass die Regenerationsprocesse nicht mit der embryonalen Entwicklung übereinstimmten. Er sagt: »Bei Mesostoma Ehrenbergii wiederholt die regenerative Schlundbildung die embryonale Genese nicht« und ferner: »Auch bei Lumbriculus entspricht die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht, indem sie hier vom Ektoderm, dort vom Entoderm ausgeht.«

Diese Mittheilung steht mit der allgemeinen Auffassung, welche man von den Regenerationsvorgängen hat, in so direktem Gegensatz, dass es mir sehr lohnend erschien, diese Verhältnisse einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Ich folgte daher gern der mir von Herrn Professor KORSCHELT gegebenen Anregung, die Regenerationsvorgänge bei einigen Anneliden zu studiren, und ich habe diese Arbeit mit der Überzeugung unternommen, die von WAGNER vertretene Ansicht widerlegen zu können. Dies schien mir um so eher der Fall zu sein, als kurz vor der Mittheilung von F. v. WAGNER eine ausführliche Arbeit von RANDOLPH (76) erschienen war, welche bei der Regeneration des Hinterendes von Lumbriculus die ektodermalen, entodermalen und mesodermalen Gebilde auf die entsprechenden Keimblätter zurückführt, also ganz auf dem Boden der Keimblätterlehre steht. Trotzdem fielen meine Ergebnisse anders aus und bestätigten die Angaben F. v. WAGNER's.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor KORSCHELT, für das fortdauernde rege Interesse, welches er jeder Zeit für meine Arbeit hegte, und für die stets gütige, liebenswürdige Unterweisung und Anleitung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich Chätopoden, und zwar einen Vertreter der Polychäten: Ophryotrocha puerilis (Claparède u. Metschnikoff), einen der limicolen Oligochäten: Naïs und einige Vertreter der terricolen Oligochäten: Lumbricus und Allolobophora.

Die Untersuchungen dauerten vom Frühjahr 1895 bis zum Sommer 1896; im Winter waren die Fortschritte nur geringe, da in dieser Jahreszeit das Regenerationsvermögen ein sehr langsames ist. Abgesehen von zahlreichen, bei jeder einzelnen Art sich verschieden geltend machenden Schwierigkeiten, bestand die Hauptschwierigkeit der Arbeit darin, die richtigen Stadien der Entwicklung zu treffen; es mussten zu diesem Zwecke eine große Anzahl von Thieren der verschiedensten Entwicklungsstufen in Schnittserien zerlegt werden; es wurden Sagittalschnitte angelegt, weil diese die besten Übersichtsbilder lieferten.

I. Ophryotrocha puerilis.

1. Litteratur.

In der Litteratur finden wir folgende Angaben über Regenerationsvorgänge bei Polychäten.

EHLERS (25) beschreibt die Neubildung des Kopfes bei polychäten Anneliden. JOYEUX-LAFFUIE (45) hat bei Chaetopterus häufig Theilungen gefunden, wobei sich sowohl die Vorderenden wie auch die Hinterenden zu ganzen Thieren entwickeln konnten. VAN BENEDEN und QUATREFAGES (75) fanden das gleiche Reproduktionsvermögen bei mehreren Meeresanneliden, Letzterer namentlich bei Marphya sanguinea und Diopatra uncinata. KINBERG hat dieselben Erscheinungen bei Lycaretus gefunden, und GRUBE erwähnt von Sabella pavonina, dass sie im Begriff sei, ihr Vorderende zu erneuern. EHLERS (23) fand bei seinen Untersuchungen über Borstenwürmer, dass die hinteren Körperstücke sehr leicht ergänzt werden könnten bei Eunice, Polynoe, Chrysopetalum und Lumbriconereis Nardonis. Auf das große Regenerationsvermögen von Ophryotrocha haben KORSCHELT (52) und BRAEM (13) aufmerksam gemacht. BRAEM gelang es durch geradlinige oder schräge Abtrennung von Hinterenden die Regeneration eines neuen Afters zu bewirken, und zwar geschah dieselbe sehr bald in der Weise, dass die Afterhöhle (Proctodaeum) durch eine Einstülpung der Leibeswand entstand. Eine Neubildung des Kopfes ist ihm nie gelungen. Die Keimzellen, derentwegen BRAEM die Regenerationsversuche anstellte, regenerirten sich nicht, sondern sollten sich in männliche Geschlechtszellen umwandeln.

2. Untersuchungsmethoden.

Zu meinen eigenen Versuchen übergehend, bemerke ich, dass die Würmer sich sehr gut halten ließen in offenen, großen Glasschalen, welche mit künstlichem Meerwasser gefüllt waren. Der Boden wurde mit einer dünnen Sandschicht bedeckt, in welcher sich die Würmer gern einwühlten; in das Wasser wurden einige Ulvenstücke gelegt. Wurde die Vorsicht getroffen, dass das Wasser von Zeit zu Zeit gewechselt wurde, und die Temperatur desselben eine gleichmäßig kühle war, so hielten sich die Thiere Wochen und Monate hindurch vollständig frisch und lebensfähig. Die Würmer wurden mittels Pipette auf einen Objektträger gebracht und mit einem scharfen Skalpell durchschnitten; die Vorder- und Hinterenden wurden in besondere, in der oben angegebenen Weise beschickte Glasschalen gesetzt und täglich kontrollirt. Als Konservirungsmittel benutzte ich heißen Sublimatalkohol, heiße Lang'sche Flüssigkeit, bestehend aus Wasser 100, Chlornatrium 6—10, Eisessig 5—8, Quecksilberchlorid 3—12 und Alaun $^1/_2$ Theilen, und heiße Perenyi'sche Flüssigkeit, bestehend aus Salpetersäure 8 : 80 Wasser, Chromsäure (2 %) 15, Alkohol (94 %) 60 und Wasser 60 Theilen. Bei der Konservirung kam es mir darauf an, die Thiere in möglichst gestrecktem Zustande zu erhalten, da ich nur dann im Stande war, gute Sagittalschnitte zu erhalten. Wenn die Thiere mit der Konservirungsflüssigkeit übergossen wurden, so krümmten sie sich sofort zusammen. Um dieses zu verhindern, versuchte ich die Thiere mit Chloroformdämpfen zu betäuben, jedoch sie zeigten sich hiergegen zu empfindlich und kontrahirten sich. Dieselben Resultate hatte ich mit Chloroformwasser. Bessere Erfolge konnte ich dadurch erzielen, dass ich die Würmer in eine mit sehr wenig Seewasser gefüllte Uhrschale brachte und vom Rande her tropfenweise 2%ige Cocainlösung zufließen ließ; jedoch musste dieser Zusatz sehr langsam und vorsichtig geschehen, wenn der Erfolg ein guter sein sollte. Die besten Resultate habe ich schließlich mit der Lang'schen Flüssigkeit gehabt, indem die Würmer beim Übergießen mit dieser Flüssigkeit die gerade Lage, in der sie sich momentan befanden, fast gar nicht veränderten. Die Einwirkungsdauer der Konservirungsflüssigkeiten betrug 5—8 Minuten, je nach der Größe der Thiere. Nach genügender Härtung in steigendem Alkohol wurden die Objekte in toto in Boraxkarmin und Hämatoxylin gefärbt, welche beide Methoden recht gute Bilder lieferten. Es wurden dann Serienschnitte von 8—10 μ Dicke in sagittaler Richtung angefertigt.

3. Die Neubildung des Enddarmes.

Nach der Durchtrennung der Würmer tritt eine lebhafte Bewegung der beiden Körperenden ein; aus dem durchschnittenen und weit klaffenden Darme entleert sich Inhalt, dessgleichen aus der Leibeshöhle. Ins Wasser gesetzt lassen sich die Kopfstücke sofort zu Boden sinken und bewegen sich hier nach kurzer Ruhe langsam kriechend weiter; energischere Bewegungen, wie sie das Schwimmen erfordert, werden von ihnen vermieden, so dass man sie meist am Boden oder an den Wänden der Gefäße antrifft. Die kopflosen Hinterenden lassen sich im Wasser auch direkt zu Boden sinken und bleiben fast unbeweglich liegen, die von ihnen ausgeführten Bewegungen sind unkoordinirte, zwecklose. In Folge des heftigen Reizes, welcher durch das Durchschneiden und die Einwirkung des Seewassers auf die inneren Organe hervorgerufen wird, tritt eine energische Kontraktion der Körpermuskulatur ein, welche eine Verengerung der Wunde und einen Verschluss der Leibeshöhle herbeiführt. Schon nach kurzer Zeit (6 Stunden) sieht man die Wundränder vereinigt und die Spalte durch ein zartes, helles und durchsichtiges Gewebe geschlossen, welches das Hinterende des Wurmes kuppenförmig abrundet. Die Thiere nehmen schon wieder Nahrung auf und dem zufolge treffen wir Darminhalt im Darmlumen an, welches sich inzwischen ebenfalls geschlossen hat, so dass der Darm blind endigt. Am lebenden Thiere kann man bei Lupenvergrößerung deutlich die Grenze des Darmrohres nach hinten verfolgen, denn die Darmepithelien sind alle etwas dunkler gefärbt und besitzen mitunter sogar einen bräunlichen Farbenton. Das Körperepithel schiebt sich nun gleichmäßig vom Wundrande her über das am Hinterende vorhandene, zarte Mesenchymgewebe, so dass schon nach 8 Stunden die ganze Wundfläche von demselben überzogen ist. Der geschlossene Mitteldarm ist noch durch einen mehr oder weniger breiten Raum, welcher durch Granulationsgewebe ausgefüllt ist, von dem Körperepithel getrennt; dieser Raum schwindet mit der Zeit mehr und mehr, indem der Darm sich weiter nach hinten vorschiebt. In Fig. 1 sehen wir das Hinterende eines Wurmes 40 Stunden nach der Operation. Man sieht, wie das Körperepithel (*ep*) das Hinterende gleichmäßig umzieht; der an seinem Ende geschlossene Mitteldarm (*md*) ist nur noch durch eine schmale Brücke von Mesenchymgewebe (*mes*) von demselben getrennt; sein Lumen hat sich nach hinten zu ziemlich beträchtlich verengt; in demselben befindet sich Darminhalt. Das Mesenchymgewebe enthält die bekannten, großen, meist rundlichen oder unregelmäßigen Zellen mit großem, runden Kern. Einzelne zierliche, langgestreckte und gewellte Muskelfasern (*mu*) als Ausläufer der Muscularis sind ebenfalls vorhanden.

Die Entfernung des Mitteldarmes vom Körperepithel verringert sich immer mehr, so dass das Darmrohr schließlich unmittelbar an das äußere Epithel herantritt, wie es Fig. 2 zeigt. Die äußeren Epithelzellen sind so stark abgeplattet, dass sie nur in Gestalt eines ganz schmalen, feinen Saumes das Hinterende überziehen; die Zellgrenzen sind nicht mehr zu erkennen, wohl aber liegen in den Zellen noch einzelne Kerne, welche parallel der Oberfläche gerichtet sind, während sie in den anderen Theilen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche gelegen sind. Der Mitteldarm legt sich mit seinen großen Zellen unmittelbar an das äußere Epithel an. Das Körperepithel ist ohne Zweifel durch den weiter nach hinten wachsenden Mitteldarm und die dadurch bedingte Gewebsspannung so stark abgeplattet worden.

Jetzt steht der Eintritt einer Kommunikation des Mitteldarmes mit der Außenwelt, d. h. die Bildung eines Afters, unmittelbar bevor; diese geschieht nun aber nicht analog der Embryonalentwicklung durch eine Einstülpung des äußeren Epithels, sondern dieses letztere giebt dem Andrange des Mitteldarmes nach und zerreißt. Der Darm wird nach außen getrieben, seine Wand wird an dem Ende getrennt und legt sich jederseits an das Körperepithel, mit welchem es nun verlöthet. Fig. 4 zeigt uns einen neu gebildeten After (*a*). Der Mitteldarm (*md*) ist an seinem hinteren Ende (*a*) geöffnet, so dass eine Kommunikation zwischen ihm und der Außenwelt besteht. Das Darmlumen ist auf diesem Schnitte in der Mitte unterbrochen, indem hier ein Theil der unteren Darmwand mit getroffen ist. Die Wandungen des Darmes ragen über die Trennungsstelle des äußeren Epithels nach hinten hinaus und legen sich um die freien Enden der Körperwand, um mit ihnen zu verschmelzen. Der neu gebildete After ist also vollständig von dem Mitteldarm allein gebildet worden; das äußere Körperepithel hat bei dem ganzen Vorgang nur eine passive Rolle gespielt; von einer Einstülpung desselben fehlt jede Andeutung. Die Erklärung des in Fig. 4 veranschaulichten Vorganges liegt darin, dass die Länge des Darmes absolut größer ist, wie die des Körpers, so dass er im Körper stets Falten bildet; durch die Nahrungsaufnahme wird der Darminhalt vermehrt, die peristaltischen Bewegungen werden lebhafter, und so wird der geschlossene Darm mehr und mehr gegen das sich verdünnende Körperepithel gedrückt, bis dieses dem Drucke und der Gewebsspannung nachgiebt, einreißt, und der Darm nach außen tritt, indem auch seine dünne Wand an der Kuppe sich trennt, und die Wandhälften, als weichere und nachgiebigere Masse, sich um die festeren Körperwandungen jederseits herumlegen und mit denselben verlöthen. In späteren Stadien nähert sich der neu gebildete After mehr seiner normalen Form, indem die frei zu Tage liegenden Theile des Darmes eingezogen werden, wobei es zu einer flachen, kaum nennenswerthen Einziehung des Ektoderms in der Cirkumferenz des neuen Afters kommen kann (Fig. 3). Man bemerkt aber ganz deutlich, wie der neue After nur von dem Mitteldarm gebildet wird, denn die Darmepithelien unterscheiden sich durch ihre hellere Farbe distinkt von den dunkleren Körperepithelien. Die Zeit, welche bis zur Afterbildung verfließt, ist individuell sehr verschieden. So ist das Objekt, welches in Fig. 4 dargestellt ist, wo der Durchbruch schon erfolgt ist, 55 Stunden alt, während das Objekt von Fig. 2, welches unter den gleichen Bedingungen gehalten wurde, schon 90 Stunden alt ist und trotzdem noch keine Verbindung des Mitteldarmes mit der Außenwelt zeigt. Nach 123 Stunden ist das Aftersegment schon vollständig ausgebildet (Fig. 3), die kleinen Parapodien sind schon makroskopisch sichtbar.

Die regenerative Neubildung des Enddarmes geht somit auf Grund meiner Untersuchungen nur vom Entoderm aus.

4. Die Neubildung des Vorderdarmes und andere mit der Regeneration verbundene Erscheinungen.

Die kopflosen Hinterenden waren nicht im Stande, einen Kopf neu zu bilden. So viele Versuche ich auch in dieser Beziehung angestellt habe, immer bin ich zu einem negativen Resultate gekommen; ich muss mich daher mit den Angaben von BRAEM (13) vollständig einverstanden erklären, dass die kopflosen Hinterenden von Ophryotrocha keinen neuen Kopf zu bilden vermögen. Die Zahl der vorhandenen Körpersegmente wurde immer geringer, indem die vorderen, größeren Segmente zerfielen und sich in einen feinkörnigen, von zahlreichen Bakterien wimmelnden Brei auflösten. Es dürfte dies seinen Grund in der hohen Organisation des Kopfes, man denke nur an den komplicirten Kieferapparat, und in dem Umstande haben, dass die Lebensenergie dieser Thiere nur eine verhältnismäßig geringe ist, indem sie nicht lange ohne Nahrungsaufnahme lebensfähig resp. noch viel weniger regenerationsfähig sind.

So groß die Regenerationsfähigkeit von Ophryotrocha ist, so ist sie doch an eine bestimmte Anzahl von Segmenten gebunden; ich habe bei den Versuchen gefunden, dass Kopfenden mit drei Borsten tragenden Segmenten sich noch regenerirten, während Theilstücke mit einer geringeren Segmentzahl untergingen. Nachdem der After neu gebildet war, schnürten sich alsbald neue Segmente oberhalb des Aftersegmentes ab, welche Parapodien bildeten, bis das Thier die gewöhnliche Segmentzahl besaß.

Im Hinblick auf die von Braem (13) mitgetheilten Untersuchungen möchte ich noch der Beobachtungen gedenken, welche sich auf das Verhalten des Geschlechtsapparates von Ophryotrocha beziehen. Braem giebt an, dass Ophryotrocha getrennten Geschlechts sei. Als einzige äußere Geschlechtszeichen sind ihm die geringere Größe und die größere Schlankheit der Männchen aufgefallen. Bei den von ihm angestellten Regenerationsversuchen, welche er in Bezug auf das Verhalten der Keimzellen angestellt hat, fand er die auffallende Thatsache, dass die ihres Hinterendes beraubten Würmer ihr Geschlecht geändert hätten. Die Eier wurden kleiner, undeutlicher und schienen zuletzt ganz zu verschwinden, die Thiere waren schlanker und schmächtiger geworden. »Die reifen Eier, die zum Theil noch deutlich erkennbar, waren resorbirt worden, und die indifferenten Keimzellen hatten die Entwicklung zu Samenkörpern eingeschlagen, welche überall in der Leibeshöhle zu finden waren.« Diese unglaubliche Thatsache, wie Braem sie selbst nennt, erklärt sich recht einfach. Ich kann nach meinen Untersuchungen bestätigen, dass die reifen Eier undeutlicher werden und zuletzt ganz verschwinden, während männliche Geschlechtsprodukte noch vorhanden sind. Dies beruht nun aber nicht darauf, dass die Thiere ihr Geschlecht gewechselt haben, indem sich aus dem indifferenten Keimlager, durch die ungünstigen Lebensbedingungen veranlasst, nur Samenkörperchen entwickelten, sondern darauf, dass Ophryotrocha hermaphroditisch ist, und Eier wie Samenzellen nicht nur in demselben Individuum, sondern sogar in derselben Keimdrüse entstehen können, wie dies von Korschelt (52) nachgewiesen wurde.

Wenn die großen, reifen Eizellen resorbirt werden, wie es bei den hohen an das Thier gestellten Anforderungen, welche die Regeneration mit sich bringt, leicht erklärlich ist, so bleiben nur die schon Anfangs vorhandenen Samenzellen in mehr oder weniger entwickeltem

Zustande übrig, da sie zu ihrer Ausbildung der Aufwendung einer weit geringeren Substanzmenge als die Eier bedürfen. Obwohl ich dies natürlich nicht mit Sicherheit zu sagen vermag, ist es mir doch sehr wahrscheinlich, dass es sich auch in den von Braem beschriebenen Fällen um Individuen gehandelt haben mag, welche nicht wirkliche Weibchen waren, sondern bei denen nur das weibliche Geschlecht stark überwog. Solche Würmer kommen häufig vor, wie Korschelt ausdrücklich angiebt, und ihnen kann man im Leben das Vorhandensein männlicher Geschlechtsprodukte nicht ansehen. Erst die mikroskopische Untersuchung von Schnitten lehrt, dass derartige Thiere nicht echte Weibchen, sondern thatsächlich Hermaphroditen mit einem allerdings nur wenig ausgebildeten männlichen Geschlechtsapparate sind.

5. Zusammenfassung der Resultate.

Um die für Ophryotrocha erhaltenen Ergebnisse kurz zusammenzufassen, so findet bei diesem Anneliden eine Regeneration des Kopfes und damit auch des Vorderdarmes überhaupt nicht statt.

Die Neubildung des Afters erfolgt durch Verlöthung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne dass sich hierbei eine Einsenkung des letzteren betheiligt.

II. Naïs proboscidea.

1. Litteratur.

Schon seit langer Zeit ist es bekannt, dass die limicolen Oligochäten in hervorragendem Maße die Eigenschaft besitzen, verloren gegangene Körpertheile zu regeneriren.

Charles Bonnet (10) untersuchte um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Lumbriculus variegatus. Er zerschnitt die Thiere in zwei Theile, schon nach drei Tagen wurden an beiden Enden deutliche Knospen sichtbar, welche sich durch ihre röthliche Farbe von dem anderen Gewebe des Körpers unterschieden. Nach dem Verlaufe etwa einer Woche waren beide Theilstücke zu ganzen Thieren herangewachsen. Selbst wenn er Würmer in 3, 4, 8, 10 oder 14 Stücke theilte, so ergänzten sich alle zu Thieren, und zwar begannen die Regenerationserscheinungen im Sommer nach zwei bis drei und im Winter nach zehn bis zwölf Tagen. Das Wachsthum des Schwanzendes war unbegrenzt, während der Kopf zu wachsen aufhörte, sobald er eine Länge von 1—1½ Linien erreicht hatte. Die Zahl der von ein und demselben Thiere ausgeführten Regenerationen war eine große, so bildete ein Thier achtmal seinen Kopf neu, erst beim neunten Versuche starb es; kein einziges Thier hat sich mehr wie ein Dutzend Mal ergänzt. Die Reproduktionskraft ist eben so groß bei gut genährten, wie bei hungernden Thieren. Bonnet will bei anderen Würmern dieser Gruppe beobachtet haben, dass am Vorderende an Stelle eines Kopfes ein Schwanz entstanden sei, und dass dies Thier sogar zwei Schwänze erzeugt habe.

O. F. Müller (69), bestätigte diese Angaben Bonnet's, indem er fand, dass sich die Würmer freiwillig theilten und Kopf oder Schwanz oder Beides neu bildeten.

Andere Forscher, wie Valmont de Bomare, Bosc und Vandelli haben Bonnet's Versuche wieder angestellt, jedoch ohne Erfolg.

Bülow (17) stellte bei Lumbriculus ein sehr großes Regenerationsvermögen fest; es kommt bei diesen Thieren neben der geschlechtlichen Vermehrung eine ungeschlechtliche vor, indem sie sich einfach freiwillig quer theilen, ohne dass eine Knospungszone auftritt.

Randolph (76) kommt in seiner Arbeit über: The Regeneration of the Tail in Lumbriculus zu folgenden Schlüssen:

1) Das neue Ektoderm entsteht durch Proliferation vom alten und bildet die ventrale Nervenkette und die seitlichen Nervenstämme.

2) Das neue Entoderm ist gleichfalls vom alten Entoderm gebildet. Wenn eine Theilung oder Spaltung der Thiere eintritt, so krümmen die heftigen Kontraktionen der Längsmuskeln die Körperwand nach innen und den Wall des Darmkanals nach außen, so dass die beiden Wundränder sich zu vereinigen trachten, und schließlich findet eine Vereinigung statt. Ein schnelleres Wachsthum des Ektoderms wie das des Entoderms liefert das überschüssige Material, welches für die proctodäale Einstülpung nöthig ist. Das Ektoderm stülpt sich von der Seite her ein, um das Proctodaeum zu bilden, genau so wie bei Lumbricus. Eine Zeit lang endigt es blind, sich bisweilen in zwei oder mehr Äste theilend, die in verschiedener Richtung tief eindringen. Eine Verschmelzung des Entoderms scheint mit demjenigen Aste des Proctodaeums zu Stande zu kommen, mit dem es zuerst in Berührung kommt. In Folge dieser Wachsthumsart kann man in frühen Stadien auf Transversalschnitten das Proctodaeum und den neuen Darm sehen, welche an einander vorbeigewachsen sind, ohne sich getroffen zu haben.

3) Das neue Mesoderm ist größtentheils von besonderen Zellen gebildet, welche in der Gegend des Peritonealepithels der ventralen Längsmuskulatur zu jeder Seite des ventralen Nervenstranges gelegen sind. Diese Zellen nennt Randolph Neoblasten; sie sind durch ihren großen Umfang und ihren Zellkörper von den Peritonealzellen verschieden. Sie sind in jedem Segment zu finden und entsprechen den Chordazellen Semper's bei den Naïden und Chaetogaster. Bald nach der Theilung des Wurmes beginnen diese Neoblasten in dem Endsegment sich zu theilen und geben dem größeren Theile des embryonalen Gewebes, welches später in mesodermale Struktur differenzirt wird, den Ursprung. Dieses Gewebe differenzirt sich bald in einen mittleren und zwei seitliche Theile; der mittlere Theil besteht offenbar aus zwei Hälften — eine von jeder Seite. Er bildet das ventrale Mesenterium und die ventralen Blutgefäßwände. Von den lateralen Theilen entstehen die lateralen mesodermalen Strukturen mit Ausnahme der Cirkulärmuskeln. In ganz frühen Stadien, wenn Ektoderm und Entoderm sich genügend ausgedehnt haben, um eine neue Höhlung zu bilden, finden sich dorsal, lateral und ventral kleine Zellen vor, die vollständig unabhängig von den Neoblasten und deren Produkten sind. An klaren Bildern von jungen Stadien findet er eine Zelltheilung in der Region des dorsalen Peritoneum gerade an der hinteren Grenze des alten

Gewebes. Er kann keinen Zusammenhang finden zwischen diesem Mesoderm und dem Ekto- und Entoderm; er glaubt daher, dass die Regeneration des dorsalen Mesoderms der des ventralen ähnlich ist; das Gewebe entsteht jedoch in beiden Regionen getrennt. Diese oben erwähnten kleinen Mesodermzellen bauen die ganzen Cirkulärmuskeln und augenscheinlich auch die dorsalen Longitudinalmuskeln und das dorsale Blutgefäß auf. Die Neoblasten sind nach RANDOLPH als besondere embryonale Zellen anzusehen, die für schnelle Bildung von neuem mesodermalen Gewebe unmittelbar nach der Theilung des Wurmes bei Seite gestellt sind.

GRAF ZEPPELIN (101) führt von Ctenodrilus monostylos an, dass die Thiere in beliebig viele Theilstücke zerfallen können, die nur aus den in der Mitte etwa gelegenen Organen bestehen und keinen Mund resp. After besitzen und sich trotzdem zu vollständigen Thieren reorganisiren.

Die Gattung Naïs hat häufig als Untersuchungsobjekt gedient, und zwar aus folgenden Gründen: 1) ist sie sehr leicht zu beschaffen, 2) besitzt sie ein sehr großes Regenerationsvermögen und 3) lassen sich die Vorgänge wegen ihres durchsichtigen Körpers leicht makroskopisch verfolgen. Schon im Jahre 1755 beobachtete und beschrieb RÖSEL V. ROSENHOF die Regenerationserscheinungen an Naïs proboscidea. OTTO FR. MÜLLER (69) beschäftigte sich höchst erfolgreich mit diesen Experimenten (1771), und MAX SCHULTZE (86) erneute die Versuche an Naiden im Jahre 1849; er sagt, dass zwischen Vorder- und Hinterthier ein Mittelthier abgegrenzt wird, welches aus einem Leibesringel besteht, der einen integrirenden Theil der Naïde bildet und aus welchem nach einer Seite hin eine große Anzahl Körper- und Schwanzglieder gebildet werden, während nach der anderen Seite hin die neuen Kopfglieder entstehen.

MAYER (64) befasste sich 1859 mit dem Reproduktionsvermögen der Naïden, bestätigte dasselbe und führte das Regenerationsvermögen darauf zurück, dass jedes Theilstück gleichsam aus drei verschiedenen Knospen bestände, welche es zur Regeneration befähigten. Er sagt zusammenfassend: »Jedes abgeschnittene Stück der Naïs enthielt wenigstens ein unversehrtes Ganglion des Bauchnervenstranges. Außerdem aber sah man das noch vorhandene Stückchen des Seitengefäßes nicht sein Blut entleeren oder offen klaffen, wie dies gewöhnlich, sondern an beiden Enden sich schließen und sich zu einer Kugel, einer Blase, einem Gefäßknoten abrunden, der bald zur vollen Pulsation erwachte. Wir haben also bei diesen Thieren eine Nerven-, eine Gefäßknospe, und können auch noch eine Darmknospe hinzufügen.«

So weit liegen in der Litteratur Aufzeichnungen älterer Autoren vor; bevor ich zu meinen eigenen Versuchen übergehe, möchte ich ganz kurz die bisher als gültig angenommenen Entstehungsweisen des Vorderdarmes und Enddarmes erwähnen.

VEJDOVSKÝ (89) sagt hierüber: »Während nun der Enddarm mit After sehr spät zum Vorschein kommt, entsteht der Mund mit Pharynx sehr frühzeitig durch die Epiblasteinstülpung zwischen den Vorderenden der Mesoblaststreifen.«

2. Untersuchungsmethoden.

Vor der Operation wurde jedes Thier unter der Präparirlupe auf etwa vorhandene Knospungszonen untersucht, welche absichtlich in jedem Falle vermieden wurden, damit die Regeneration nur an künstlich hervorgebrachten Theilstücken vor sich ginge. Die Thiere wurden auf dem Objektträger mit einem scharfen Skalpell durchtrennt. Die Zahl der an den Theilstücken haften bleibenden Segmente war verschieden groß. Sie war jedoch ohne Bedeutung, indem nämlich die Regeneration bei kleinen Theilstücken eben so gut eintrat wie bei größeren. Die Thiere wurden in offenen Glasschalen gehalten, welche mit Flusswasser, das täglich erneuert wurde, gefüllt waren; sobald ich Brunnen- oder Leitungswasser verwandte, starben die Thiere binnen 24 Stunden ab. Einige in die Glasschalen gelegte Zweige von Wasserpflanzen wurden von den Thieren gern aufgesucht, und man fand später fast sämmtliche Thiere in den Pflanzentheilen verborgen. Nach der Operation führten die Thiere lebhafte, schlängelnde Bewegungen aus, zumal die des Hinterendes beraubten Kopfstücke, während die kopflosen Hinterenden sich schnell auf den Boden der Glasschale hinabließen und hier ruhig liegen blieben. Die Theilstücke wurden täglich unter der Präparirlupe beobachtet. Bei der Konservirung kam es darauf an, die Thiere in möglichst gestrecktem Zustande abzutödten und zu fixiren; sie waren so empfindlich, dass sie beim Übergießen mit dem heißen Konservirungsmittel sich sofort zusammenrollten. Die Versuche, die Thiere mit einer schwachen Cocain- oder Chloralhydratlösung zu betäuben, hatten auch nicht das gewünschte Resultat; einmal musste der Zusatz der betreffenden Betäubungsflüssigkeit sehr langsam und vorsichtig geschehen, sonst trat trotzdem ein Aufrollen der Thiere ein, und selbst dann geschah es doch noch oft, dass die Thiere beim Übergießen mit dem Konservirungsmittel sich zusammenzogen, wiewohl sie vorher ganz regungslos dalagen und sich in tiefer Narkose zu befinden schienen. Nun versuchte ich, die Thiere durch ein aufgelegtes Deckgläschen, unter dessen vier Ecken sich kleine Paraffintheilchen befanden, um ein Zerdrücken des Thieres zu verhindern, in der gestreckten Lage zu erhalten; aber beim Übergießen mit der Konservirungsflüssigkeit rollten sich die Thiere in der Ebene des Objektträgers auf, oder das Verschieben des Deckgläschens führte eine Zerquetschung des Thieres herbei. Schließlich gelangte ich dadurch zum Ziele, dass ich das neu regenerirte Stück nebst den nächstfolgenden vier oder fünf Segmenten von dem übrigen Thierkörper abtrennte; diese Theilstücke waren nun so klein, dass sie sich nicht aufrollen konnten; sie wurden in einem kleinen Uhrschälchen mit der heißen Konservirungsflüssigkeit übergossen, und ich erhielt dadurch die Theilstücke in gut gestreckter Haltung fixirt, welche es mir ermöglichte, dieselben genau zu orientiren und lückenlose Schnittserien zu erzielen.

Als Konservirungsmittel habe ich verwandt: LANG'sche Flüssigkeit und PERENYI'sche Flüssigkeit. Außerdem gebrauchte ich noch Pikrinschwefelsäure und Sublimatalkohol. Diese Flüssigkeiten hatten eine gleich gute Wirkung; die Zeit der Anwendung betrug 8—10 Minuten; bei der Anwendung von Pikrinschwefelsäure und nachfolgender Hämatoxylinfärbung habe ich sehr schöne Kerntheilungsfiguren erhalten. Die Färbung der Totalpräparate geschah mit Boraxkarmin und Hämatoxylin mit gleich gutem Resultate.

3. Die Neubildung des Hinterendes.

Wegen der einfacheren Vorgänge bei der Neubildung des Afters will ich zunächst diese besprechen. Die Zeit, in der dieselbe vor sich geht, ist eine kurze; nach $1\frac{1}{2}$—2 Tagen ist die Regeneration vollständig beendet. Der Unterschied in der Zeit beruht in der Individualität der einzelnen Thiere; die Zahl der abgetrennten Segmente hatte auf die Zeit keinen Einfluss, wohl aber die Jahreszeit, wie wir später noch näher sehen werden; auch hier erwies sich Frühjahr und Sommer viel günstiger zu der Anstellung von Versuchen wie Herbst und Winter. Die Schließung der Wunde nach der Operation erfolgt ziemlich schnell. Sofort nach dem Durchschneiden zieht sich die Muskulatur stark zusammen, zumal die Längsmuskulatur, und hierdurch werden die Blutgefäße so komprimirt, dass der Körper wenig an Säften verliert. In Folge der Muskelkontraktion zieht sich die Hypodermis nach vorn zu über das Darmende zurück, so dass der Darm etwas über die Schnittfläche hervorsteht und frei endigt. Schon bald bemerkt man, wie ein Verschluss der Wunde in der Weise erfolgt, dass ein zartes, im lebenden Zustande helles, vollkommen durchsichtiges Gewebe an der Wundfläche zu granuliren beginnt, welches die beiden Hypodermistheile wieder verbindet. Man bemerkt dann, wie das Hinterende von einer glashellen, durchsichtigen Gewebsknospe gebildet wird, die sich nach dem Ende zu etwas verjüngt. Der Darm, dessen durchtrennte Wände sich an einander gelegt und geschlossen haben, ist an der bräunlichen Farbe seiner Chloragogenzellen in dem neuen Gewebe deutlich zu verfolgen. Dieser Zustand der Wunde ist 12 Stunden nach der Operation festzustellen. Auf Sagittalschnitten, die durch ein so beschriebenes Exemplar gelegt sind, sieht man, wie der Darm als geschlossener Endsack blind endigt, und zwar mehr oder weniger weit entfernt von dem Ende der jungen Knospe (Fig. 5 *md*). Das neu gebildete Gewebe, welches ich Granulationsgewebe nennen möchte, ist schon vollständig vom Körperepithel überzogen; diese Zellen stammen von den Ektodermzellen der äußeren Haut her, welche sich von den Wundrändern aus über das Granulationsgewebe hinschieben. Naturgemäß behalten sie nicht ihre ursprüngliche Form bei, sondern sie platten sich stark ab; sie sind aber immer als fortlaufender, wenn auch mitunter nur ganz schmaler Zellstreifen deutlich zu erkennen. Die Muskelschicht hört in diesen jungen Stadien an der Schnittstelle auf. Das den Raum zwischen dem Darmende und dem jungen Ektodermüberzuge ausfüllende Granulationsgewebe lässt nun mehrere Arten von Zellen unterscheiden. Einmal finden sich große Zellen von rundlicher bis ovaler Form mit schwach gekörntem Protoplasmaleib, hellem, großen, runden Kern und intensiv gefärbtem Kernkörperchen (Fig. 11 *n*). Es sind dies Zellen, die von den übrigen Zellen deutlich unterschieden sind und fast den Eindruck von Eiern mit Keimbläschen und Keimfleck erwecken. Diese Zellen werde ich bei der Entwicklung des Kopfes von Naïs eingehender besprechen, da sie dort zahlreicher und deutlicher vorhanden sind. Dann findet man zweitens in großer Anzahl Zellen von rundlicher Form, granulirtem Protoplasma und dunkel gefärbtem Kern (Fig. 11). Dazwischen zerstreut kommt eine dritte Zellform vor, die sehr schmal und spindelförmig ist mit elliptischem Kern, und die mit ihren spitzen Fortsätzen ein weitmaschiges Netzwerk bildet (Fig. 11). Zwischen diesen drei Zellarten findet man noch zerstreut kleinere, rundliche Zellen, welche etwa den Leukocyten entsprechen. Bei einigen Objekten sieht man dicht unter dem Körperepithel eine dünne Schicht spindelförmiger Zellen, welche genau parallel dem äußeren Epithel verlaufen und beiderseits nach der Muskelschicht hinziehen; es werden dies die ersten Anlagen der Muskelschicht im neuen Theile sein. Schon nach einem Zeitraum von 18 Stunden nach der Operation ist der Darm bis dicht an den epithelialen Überzug der jungen Knospe herangerückt, so dass kein Granulationsgewebe mehr zwischen ihnen gelegen ist (Fig. 5 *md*); im Gegentheil sieht man, wie die etwas abgeflachten Darmepithelien sich unmittelbar an das äußere Körperepithel anlegen, welches sich zu einer ganz schmalen, dünnen Zellschicht ausgezogen hat. Der Bauchstrang ist mit seinem kolbenförmig abgerundeten Ende bis an das äußere Epithel zu verfolgen.

Durchschnittlich nach einem Zeitraume von 1 $^1/_2$ bis 2 Tagen (in einem Falle schon nach einem Tage) sieht man, wie es zu einem Durchbruch des Darmes durch das äußere Körperepithel gekommen ist, wodurch ein neuer After gebildet wurde. In der Fig. 6 sieht man, wie der Darm in Gestalt einer spitzen Knospe durch das Körperepithel getreten ist; seine Zellen sind deutlich bis nach hinten zu verfolgen und sind scharf von den anliegenden und mit ihnen verschmelzenden Zellen des Körperepithels zu unterscheiden. Es ist die Bildung des Enddarmes auf Grund meiner Präparate so zu erklären, dass bald nach der Operation junges Granulationsgewebe aus den vorhandenen Mesenchymelementen sich bildet, welches einen Verschluss der Wunde herstellt, und über welches sich das äußere Epithel von allen Seiten neu vorschiebt. Der in seinem Endtheil geschlossene Darm wächst nun weiter nach hinten, der neugebildete Theil ist kenntlich durch das Fehlen der Chloragogenzellen, und gelangt schließlich durch das zur Seite tretende Granulationsgewebe bis an das äußere Epithel, welches durch die vorhandene Gewebsspannung, die wohl noch durch die peristaltischen Bewegungen des Darmes und den in vielen Fällen vorhandenen Darminhalt vermehrt wird, stark angespannt wird. Schließlich wird der Innendruck so groß, dass das Körperepithel den Widerstand nicht mehr überwinden kann, es giebt nach, der Darm tritt durch das Körperepithel nach außen, und seine Wand verlöthet jederseits mit der Körperwand. Späterhin zieht sich der etwas über das Niveau vorragende After zurück und wir sehen dann in Fig. 7 *a* einen vollständig normalen After vor uns. Das Körperepithel spielt also auch hier nur eine passive Rolle. Von einer der Embryonalentwicklung ähnlichen Einstülpung des Ektoderms, wie sie RANDOLPH (76) für Lumbriculus angiebt, ist auf allen Schnittserien nichts zu bemerken. Der auf die beschriebene Weise gebildete After trat auch sofort in Funktion, denn es war die Absetzung von Kothballen intra vitam wohl zu bemerken.

4. Die Neubildung des Vorderdarmes.

Dank der großen Regenerationsfähigkeit der Naïden ging die Bildung des Kopfes resp. des Vorderdarmes schnell vor sich, so dass im Sommer schon nach drei bis vier Tagen, und im Spätherbst nach 16—24 Tagen ein neuer Kopf gebildet worden war. Wie ich vorhin schon erwähnt habe, beruhigen sich die kopflosen Hinterenden, welche eine verschieden große Anzahl von Segmenten besaßen — die Zahl derselben ist anscheinend ohne Einfluss — bald nach der Operation und lassen sich auf den Boden der Glasschalen nieder. Hier bleiben sie während der ersten Tage meist ruhig liegen, beginnen aber alsbald ihre schlängelnden Bewegungen, wenn sich die Wunde vollständig geschlossen hat. Die Bewegungen werden wohl etwas langsamer wie bei normalen Thieren ausgeführt, jedoch sind anormale oder unkoordinirte, zwecklose Bewegungen nicht zu beobachten, obgleich den Thieren doch die beiden Schlundganglien nebst Schlundring fehlen. In Folge der Muskelkontraktion kommt es auch hier alsbald zu einem Aufhören der Blutung und ebenfalls gleich schnell zu einem Verschluss der Wunde durch das gleiche, helle, durchsichtige Gewebe. Sobald dies Stadium im Herbste oder Winter erreicht war, schien die Regeneration lange Zeit ins Stocken zu kommen, bis sich schließlich doch der Kopf neu bildete. Das Granulationsgewebe erhebt sich in Form einer Knospe über die Schnittfläche, deren Oberfläche leicht abgerundet und deren Breitendurchmesser größer ist wie der Längendurchmesser. Der Darm ist nach vorn zu geschlossen und erstreckt sich noch nicht in diese Knospe hinein. Diese Verhältnisse findet man nach 16—24 Stunden vor. Die aus dem Granulationsgewebe bestehende Knospe wächst nun in die Länge, so dass ihr Längendurchmesser den Breitendurchmesser um das Zwei- bis Dreifache übertrifft; sie bildet jetzt eine direkte Verlängerung des Wurmes nach vorn hin und verjüngt sich nur ein wenig an der Spitze. Bei Lupenvergrößerung kann man im Inneren fast keine Differenzirungen beobachten, bei etwas stärkerer Vergrößerung (Oc. 2, Obj. 5 Leitz) sieht man jedoch, wie sich in der Längsachse der Knospe der Darm in derselben Stärke weiter nach vorn erstreckt; der neue Darm scheint als etwas dunklere, streifige Masse durch, auch ihm fehlen die Chloragogenzellen. Nach drei Tagen sieht man vorn an der Knospe einen kleinen, spitzen Fortsatz — den späteren Rüssel. Im Inneren bemerkt man ebenfalls bei stärkerer Vergrößerung, wie der Darm an seinem vorderen Ende eine Anschwellung zeigt, so dass derselbe eine birnförmige Gestalt annimmt, zu gleicher Zeit tritt dieser Theil deutlicher hervor, was auf seiner dickeren Wandung beruht, mitunter nimmt er auch eine schwach gelbliche Färbung an. Nach vier Tagen ist der

Rüssel schon größer geworden, so dass er etwa den dritten bis vierten Theil seiner normalen Größe ausmacht. Von der Rückenfläche betrachtet, sieht man an dem neuen Darmabschnitte keine Veränderungen gegen vorhin, als dass in ihm auch schon peristaltische Bewegungen auftreten. Weitere Aufschlüsse erlangt man jedoch bei der Betrachtung dieser Theile von der Bauchseite aus, indem man den Wurm in Rückenlage bringt. Es ist hierbei auch eine starke Vergrößerung nöthig (Oc. 2, Obj. 5), und die Beobachtung wird dadurch sehr erleichtert, dass das Thier nur geringe Bewegungen macht, um in seine gewöhnliche Lage zurückzugelangen. Man konnte jetzt ganz deutlich beobachten, wie der Darm in seinem Vordertheile sich bis auf Fadendicke zusammenzog, und wie die peristaltische Welle den ganzen Darm entlang lief. Ja bei genauer Beobachtung und guter Lage des Thieres konnte man sogar sehen, wie die Kontraktionen ganz vorn in der Nähe der ventralen Wand einsetzten, etwa an der Stelle, wo sich der spätere Mund bildete. Es wurde zuerst dieser Theil scheinbar vorgewölbt und alsdann etwas eingezogen, um dann beim Weiterschreiten der Welle sein früheres Niveau wieder einzunehmen. Dieser Vorgang ist genau mit den späteren Fressbewegungen zu vergleichen, wo auch die dorsale Pharynxwand durch die Mundöffnung nach außen vorgestülpt wird, um alsdann zurückgezogen zu werden. Eine Mundöffnung konnte ich in den angeführten Fällen nicht beobachten; die Schnittserien ergaben auch später, dass in fünf Fällen, bei denen ich die Kontraktionen beobachtete, noch keine Mundöffnung vorhanden war; es waren dieses aber Stadien, die unmittelbar vor dem Durchbruch standen, denn kurze Zeit später waren bei anderen, gleichalterigen Würmern schon alle Theile fertig ausgebildet.

Bei der Prüfung der histologischen Verhältnisse konnte ich auch ziemlich frühzeitig (schon nach 12 Stunden) den Verschluss der Wundstelle durch Granulationsgewebe feststellen, dieses war vom Epithel überzogen, welches von dem Körperepithel stammte und sich gleichfalls etwas abgeplattet hatte. Das Granulationsgewebe wurde in diesem frühen Stadium nun hauptsächlich aus großen Zellen gebildet, die eine rundliche oder ovale Form und einen großen, hellen Kern mit deutlichem, distinkt gefärbten Kernkörperchen besitzen, so dass diese Zellen Eiern nicht unähnlich sehen. Sie nahmen den Hauptplatz zwischen dem Epithelüberzuge und dem Darmende ein, so dass sie mitunter dicht an einander lagen (Taf. XIII, Fig. 14 *n*). Diese Zellen stimmen ihrer ganz charakteristischen Form wegen mit denen überein, welche Randolph bei seinen Untersuchungen über Lumbriculus als Neoblasten beschreibt, wenngleich der Protoplasmaleib derselben bei Naïs nicht so groß wie bei Lumbriculus ist. Nach seiner Meinung wird von diesen Zellen aus der größere Theil des Mesoderms gebildet, d. h. da diese Zellen nach Randolph schon im Mesoderm des erwachsenen Thieres zwischen der Muskulatur und den ventralen Borsten zu jeder Seite des Bauchstranges gelegen sind, so regenerirt sich das neue Mesoderm aus Elementen des alten und nicht, wie Semper annimmt, aus dem Ektoderm. Randolph sieht diese Zellen als Reste embryonalen Gewebes an, welche liegen geblieben sind, um im Nothfalle zur Bildung von Mesodermgewebe zur Hand zu sein. Er schreibt: »It has been suggested to me by Professor E. B. Wilson that the neoblasts are comparable to ova. That unlike ova they give rise only to mesoderm seems to me not out of harmony with this conception, since the elements of the two other germ layers may be suppressed from lack of need or of opportunity to develop. They may represent the ova of the primitive worm, which were originally produced in every somite, but which have ceased to develop in any except a few of the segments of the anterior region of the body. In this connection the recent paper of Meyer on the derivation of the Annelids is of great interest. If almost the whole Annelidan mesoderm is reproductive tissue, the explanation of the regenerative power of peritoneal tissue is simplified to the last degree. In any case there is a close connection in the development in general between ova and peritoneal cells.«

Nach meinen Untersuchungen kann ich bestätigen, dass die sogenannten Neoblasten in frühen Stadien in überwiegender Menge vorhanden sind, um später mehr und mehr zurückzutreten und bei vollendeter Ausbildung der zu regenerirenden Theile sich auf ihre frühere Zahl zu beschränken. Fernerhin kann ich bestätigen, dass die Neoblasten schon in dem erwachsenen Thiere vorhanden sind. In meinem Präparate (Fig. 14), welches einen sehr oberflächlichen Schnitt (etwa der zweite oder dritte von je 10 μ Dicke) darstellt, bemerke ich den Raum zwischen Darmende und Körperepithel vollständig von diesen Zellen ausgefüllt; diese stehen in Verbindung mit einem aus gleichen Zellen bestehenden Zellstrange, welcher sich nach rückwärts bis zur Grenze des vordersten Drittels des Wurmes erstreckt. Auch hier liegen die Zellen dicht unter der Muskulatur, welche sie noch in feinen Faserzügen auf dem Schnitte bedeckt.

Sonst findet man in dem Granulationsgewebe noch zahlreiche feine, schlanke Zellen von Spindelform mit zwei oder drei schmalen Fortsätzen, wodurch sie mit einander in Verbindung stehen und so ein Maschenwerk bilden; außerdem kommen noch kleinere, rundliche Zellen mit schwach gefärbtem Protoplasma und stärker gefärbtem Kern vor. Der Darm ist an seinem Vorderende geschlossen; er schiebt sich allmählich weiter nach dem Körperepithel zu, an welchem an der Spitze der Knospe eine Verdickung der Zelllagen um das zwei- bis dreifache eintritt. In weiteren Stadien bemerkt man nun das Auftreten der intra vitam schon wahrgenommenen, birnförmigen Verdickung des Darmes an seinem Vorderende, während im Inneren sich ein schmaler Hohlraum bemerklich macht (Fig. 8). Die vordere Spitze des Mitteldarmes, welche schon das äußere Epithel berührt, ist etwas abgerundet. Man erkennt die Mitteldarmzellen deutlich an ihrer differenten Farbe, sie sind dunkler gefärbt wie das äußere Epithel, und an der Lage und Richtung der Zellkerne; diese sind nämlich parallel der Achse des Mitteldarmes gerichtet, während die Kerne der äußeren Epithelien parallel der Oberfläche gelegen sind und nur am inneren Rande durch den vordringenden Darm etwas zur Seite geschoben sind. Ich muss aber den Angaben SEMPER's beistimmen, welcher der geringen Verschiedenheit der Zellengruppen in der wachsenden Kopfzone Erwähnung thut; gerade aus diesem Grunde ist Naïs kein so gutes Objekt zu Beobachtungen. Dieser Übelstand ist um so mehr zu beklagen, als gerade Naïs sich wegen seiner leichten Beschaffbarkeit und seines sehr großen Regenerationsvermögens, — hier möchte ich die Angabe BÜLOW's (17) zurückweisen, dass die Naïden das Vermögen der Regeneration von Vorder- und Hinterende in geringerem Maße besäßen, — vorzüglich zu solchen Versuchen eignen würde. In späteren Stadien sieht man, wie der Darm immer mehr in das Körperepithel hineinragt, und wie nun auch im Alter von vier Tagen eine deutliche Verdickung der Darmwand im vorderen Theile eingetreten ist, in welcher sich Höhlungen bilden — es ist dies als Schlundkopfanlage aufzufassen. Nach meinen Untersuchungen wird der Schlundkopf bei der Regeneration vom Entoderm gebildet, während er bei der Embryonalentwicklung bekanntlich ziemlich übereinstimmend auf das Ektoderm zurückgeführt wurde.

Nachdem sich der Schlundkopf noch mehr differenzirt hat, wobei namentlich seine dorsale Wand sich bedeutend weiter nach oben zu vorwölbt, so dass sie nur durch eine kleine Schicht Mesenchymgewebe vom Körperepithel getrennt ist (Fig. 9) und in Folge dessen das vordere Ende mehr und mehr zugespitzt wird, sieht man, wie die Spitze des Mitteldarmes sich durch das äußere Körperepithel durchschiebt und nach außen mündet, indem es die Epithelzellen einfach zur Seite drängt (Fig. 9 *m*). Die weitere Ausbildung des Schlundkopfes rührt von einer lebhaften Theilung der Zellen her, wie es zahlreiche Kerntheilungsfiguren beweisen (Fig. 9 auch in der vorderen Spitze). Es kommt also in diesem Falle zu einer Bildung des Vorderdarmes einzig und allein aus dem Mitteldarm, während sich das Körperepithel nur passiv verhält und keine Spur von einer Einstülpung erkennen lässt. Späterhin haben die Mundhöhle und der Pharyux ihre gewöhnliche Gestalt angenommen (Fig. 10), und das Vordertheil entspricht genau dem eines normalen Wurmes.

Die Regeneration des Nervensystems greift schon ziemlich frühzeitig Platz. Wir finden schon den vollständig ausgebildeten Schlundring nebst oberem und unterem Schlundganglion, bevor der Schlundkopf mit der Außenwelt in Verbindung getreten ist. Nach meinen Beobachtungen scheint sich das untere Schlundganglion durch Theilung der Zellen zu ergänzen, welche noch von dem Ganglion übrig geblieben sind, ich habe wenigstens Kerntheilungsfiguren in den dort gelegenen Ganglienzellen beobachtet. Die Kommissuren sind dicht unter dem Ektoderm gelegen und scheinen nach vorn und oben dem oberen Schlundganglion entgegen zu wachsen. Das letztere entsteht durch eine Einwucherung vom Körperepithel aus, man kann nämlich an einigen Präparaten sehen, wie das Zellenlager, welches das obere Ganglion bildet, im Zusammenhang mit den Epithelzellen steht; in diesem Theile des Körperepithels sind zahlreiche Kerntheilungsfiguren zu beobachten, also ein Beweis dafür, dass hier eine lebhafte Neubildung von Zellen stattfindet; eben solche Kerntheilungsfiguren sind in dem, das obere Schlundganglion zusammensetzenden Zelllager zu finden. Ich möchte es aber nach meinen Befunden dahingestellt sein lassen, ob das obere Ganglion allein aus dem Ektoderm entsteht, oder ob zu seiner Entwicklung auch die Kommissuren mit beitragen, wie Semper annimmt.

5. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Versuche bei Naïden haben ergeben, dass dieselben ein großes Regenerationsvermögen besitzen. Vorder- und Hinterende wird gleich gut regenerirt. Die Neubildung des Mundes und Afters entsteht durch Verschmelzung des

Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne dass sich hierbei eine Einstülpung des letzteren betheiligt. Vorder- und Enddarm entstehen also bei der Regeneration aus dem Entoderm.

III. Lumbriciden.

Von den terricolen Oligochäten untersuchte ich drei Arten, und zwar:

1) Allolobophora foetida,
2) Allolobophora terrestris,
3) Lumbricus rubellus,

bestimmt nach den Monographien von Rosa (78) und Beddard (6b).

1. Litteratur.

Die Regenwürmer sind sehr viel zu Versuchen verwandt worden, welches wohl seinen Grund in der leichten Beschaffbarkeit des Materials gehabt hat. Schon Réaumur und Bonnet (10) fanden bei Lumbricus eine große Regenerationsfähigkeit; Kopf sowohl wie After wurden von abgeschnittenen Stücken neu gebildet; Réaumur erwähnt besonders, dass Schwanzenden leichter entständen wie Köpfe, namentlich wenn der Wurm in mehr als zwei Theile zerlegt worden ist; gute Ernährung und Pflege wären nöthig. Bonnet fand auch abnorme Regenerationsvorgänge, indem in einem Falle anstatt eines Kopfes ein Schwanz am Vorderende entstanden sei (!), und ein anderer Wurm zwei Schwänze erzeugt haben soll. Wichtige Resultate hat Leo (60) erhalten; in seiner Schrift: De structura Lumbrici terrestris sagt er: »Lumbricos transversim sectos in terra humida per plures menses vivos servavi neque vis vitalis fragmentorum imminuta mihi videbatur. Novas appendices e parte laesa propullantes nunquam observavi, annulorum autem constrictione nascitur anus artificialis sive os. Quando sectio vermis in annulorum interstitio fit, admodum facile fibrae circulares sphincteris instar sese contrahunt. Si autem annulus in medio dissectus est, tunc contractione annuli proximi, quae prioris annuli pars relicta fuit, subito deiicitur. Saepius etiam plures annuli contractione vermis discedunt et singulos dejectos per non multos dies vivos servavi.«

Morren (68) theilt in seiner Preisschrift De historia naturali Lumbrici terrestris mit, dass Kopfstücke zwar einen neuen After, aber Afterenden keinen neuen Kopf bilden könnten.

San Giovanni (81) zerschnitt drei Exemplare von Lumbricus terrestris am unteren Rande des hervorragenden Bandes (Clitellum d. Verf.); nach zwölf Tagen fand er das Ende der ersten Hälfte abgerundet kegelförmig und mit einem Loche versehen, welches dem Anus ganz ähnlich war; die Länge schien jedoch nicht zugenommen zu haben. Bei den hinteren Hälften soll sich auf Kosten der dem Schnitt benachbarten Ringe eine Art Anus, der aber klein war, gebildet haben. Nach 24 Tagen hatten die Vorderhälften fünf bis sechs Ringe neu gebildet, die denselben Durchmesser wie der andere Körper, aber eine hellere, durchsichtigere Farbe und eine größere Empfindlichkeit besaßen. Der neue Schwanz ist kegelförmig, der Anus bei allen wohl gebildet. Die neu hinzugekommenen Theile, wie Darm, Rückengefäß und Nervensystem waren deutlich zu erkennen. Der große Ring war verschwunden. Die hinteren Hälften waren dünner, biegsam und die Extremität, wo der Kopf hervorkommen sollte, mehr zugespitzt und fing an, sich in Form eines Kopfes zu bilden; der Mund hatte fast dieselbe Größe wie der After. Der Kopf nahm eine kegelförmige, zugespitzte Form an, indem er sich derjenigen des wirklichen Kopfes näherte. Die Ausbildung ging so allmählich weiter, bis das Thier nach sieben Monaten fast vollständig einem normalen glich; einzige Ausnahme machte der Schwanz, welcher mehr kegelförmig und der Kopf, der stumpfer und weniger zugespitzt wie der alte war.

Goetze, Mazonelli und Lyonet kamen zu ähnlichen Resultaten.

Ed. Grube (32) hat an Lumbricus variegatus Müller und ihm verwandten Arten Versuche angestellt; er sagt darüber: »Die Reproduktionskraft dieses Wurmes ist eben so groß wie seine Reizbarkeit. Selbstzerstückelung habe ich oft ohne besonderen Anlass beobachtet, sie erfolgte aber auch, wenn man den Körper hart berührte, und besonders beim Einsetzen in Weingeist. Sehr häufig bemerkt man Individuen mit reproducirten Schwänzen, die man in der Regel an ihrer geringeren Breite, vollkommeneren Durchsichtigkeit und der Kürze der Segmente erkennt. Die Reproduktionskraft ist bei dieser Art nicht minder als bei der vorigen (Euaxes filirostris); Exemplare mit einem neu angesetzten Schwanz sind häufig, und die Bildung von Kopfenden erinnere ich mich auch öfter gesehen zu haben.«

Andere Forscher hatten bei ihren Versuchen nicht dasselbe Glück, so Valmont de Bomare, M. Bosc und Vandelli, welche nur negative Resultate erzielten, so dass sich Bülow (15) zu dem Ausspruch bewogen sieht: »Es ist die Frage über die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer somit noch nicht endgültig entschieden, da auf beiden Seiten tüchtige Forscher stehen, ihre Resultate aber nicht in Einklang zu bringen sind, zumal andere Beobachter, wie Williams und C. Vogt wieder die Richtigkeit der früheren Angaben bezweifeln, welche für das Reproduktionsvermögen sprechen.«

Newport (71) beobachtete bei einem lebenden und zwei Spirituspräparaten, dass mehr als ein Drittel des hinteren Körpertheiles neu gebildet war. Die Theile waren kleiner im Durchmesser, die Segmente waren kürzer, die Farbe heller und das Gewebe zarter. Er führt diese Fälle an, um nachzuweisen, dass Williams (94) bei seinen Versuchen kein Glück gehabt habe. Nachdem der letztgenannte Autor in seiner Schrift die Experimente von Bonnet und Spallanzani erwähnt hat, fährt er fort: »On the authority of hundreds of observations laboriously repeated at every season of the year, the author of this report can declare, that there is not one word of truth in the above statement.«

So schrieb Williams noch in den fünfziger Jahren, und trotz seiner ausdrücklichen Versicherung, dass er Alles genau untersucht habe, hat der Autor doch sehr Unrecht. Vielmehr haben gerade die Untersuchungen der letzten Decennien die schon vor 100 Jahren festgelegten Resultate voll und ganz bestätigt. Während die Autoren sich bisher damit begnügten, einfach die Regenerationsfähigkeit festzustellen und die Zeit, in der sie erfolgte, ist von den späteren Forschern das Hauptgewicht auf die feineren histologischen Vorgänge bei der Reproduktion gelegt worden.

Adele Fielde (26) untersuchte exstirpirte Stücke von Lumbricus terrestris. Die Würmer lebten im Wasser ohne Nahrungsmittel 11 bis 14 Tage, doch musste das Wasser täglich erneuert werden. Einwirkung von Licht oder Dunkelheit konnte nicht festgestellt werden. Andere Würmer, denen 20 bis 30 Segmente vom Hinterende entfernt waren, wurden in feuchter Erde gehalten und blieben 40 Tage am Leben, sie erschienen gesund und wohlgenährt, aber ohne Spur von Neubildung. Es bildeten sich nur zwischen den Segmenten neue Halbsegmente »after a method which ladies in sewing call a gusset«. Einige Würmer zeigten fünf solcher Segmente, die bei gesunden Würmern nie beobachtet wurden. Sie traten in unregelmäßigen Entfernungen an den Seitentheilen des Wurmes auf und schienen eine Art von Wachsthum zu bilden, das bisher noch nie bei Regenwürmern beobachtet wurde; die ausgeschnittenen Theile regenerirten. Neun Würmern entfernte sie die fünf vorderen Segmente und damit auch das Gehirn, welches sich im dritten, und das Unterschlundganglion, das sich im vierten Segmente befindet. Alle blieben in feuchter Erde am Leben, und ein Theil der Thiere hatte die entfernten Segmente neu gebildet. Die Art und Weise der Regeneration der fünf ersten Segmente schildert sie kurz in folgenden Hauptpunkten:

»1) Vereinigung der Wundränder, die Wunde verheilend.

2) Eine Verlängerung dieser Haut, eine durchsichtige, weiße Röhre bildend, welche vorgestreckt und in den ursprünglichen Wundrand eingezogen werden konnte.

3) Die Bildung der Lippe oder Proboscis auf der oberen Seite der Röhre.

4) Segmentation von dem vorderen Ende des regenerirten Theiles rückwärts gehend, bis die normale Zahl Segmente gebildet ist.

5) Farbstoffablagerung in der Epidermis der neuen Segmente und Erweiterung derselben bis zum Durchmesser der alten.

Nach 40 Tagen waren die Segmente schon regenerirt, so dass die Thiere äußerlich vollständig erschienen, aber in den Schnitten war noch kein Gehirn sichtbar. Nach 45 Tagen hatten sich Blutgefäße im normal regenerirten Pharynx verzweigt, aber ein Gehirn war noch nicht angelegt. Nach 58 Tagen war das Unterschlundganglion und der Schlundring normal gebildet, aber das Gehirn war halb so groß wie normal und die Theile waren durch einen Zwischenraum getrennt, der ungefähr die Größe eines der Theile selbst besitzt.«

Bülow (15) hat eingehende histologische Untersuchungen über die Keimschichten des wachsenden Schwanzes bei Lumbricus variegatus angestellt, und ist dabei zu wichtigen Resultaten gekommen, die ich genauer berücksichtigen muss, weil sie später bei Besprechung meiner gewonnenen Resultate von großer Bedeutung sind. Er schickt der Besprechung seiner an Schnittserien gewonnenen Resultate einige allgemeine Bemerkungen voraus, die in dem Satze gipfeln: »Die histologischen Vorgänge bei der Bildung der einzelnen Organe im wachsenden Schwanzende und in sich regenerirenden Theilen des Annelidenkörpers sind denjenigen gleich, welche bei seinem Aufbau im Embryo stattfinden.«

Es ist dies eine Verallgemeinerung der Ansicht Semper's (84), welcher sagt, »dass die Bildungsweise des Bauchmarkes am wachsenden freien Afterende der geschlechtslosen Naïden übereinstimmen müsse mit derjenigen desselben Organs im Embryo auch der übrigen Oligochäten«.

Die wichtigsten Ergebnisse der Bülow'schen Untersuchungen sind folgende:

1) Das Mesoderm entsteht durch Einwucherung von Zellen, welche an der Übergangsstelle von Ento- und Ektoderm ihren Ursprung nehmen.

2) Der centrale Theil des Bauchnervensystems, dessgleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage, es kommen keine mesodermalen Elemente hinzu.

3) Die Muskelplatten und muskulösen Elemente sind mesodermalen Ursprunges, dessgleichen die Segmentalorgane, Leberzellen und Blutgefäße.

4) Borsten und nervöse Seitenlinien entstammen aus dem Ektoderm. Das Mesoderm entsteht also nach der Ansicht Bülow's aus Ekto- und Entoderm, während Semper (84) es als sehr wahrscheinlich aus dem Ektoderm, welche Ansicht auch Kleinenberg (51) bei Lopadorhynchus vertritt, und Repiachoff (77) gar aus dem Entoderm entstehen lässt.

Bülow schließt: »Die caudalen oder Schwanzkeimschichten sind den embryonalen Keimblättern dynamisch gleichwerthig, da sie dieselben Organe bilden wie diese. Nur in der Entstehung der Mesodermschicht, als des ersten Differenzirungsproduktes der primären zwei Schichten, ist eine Modifikation eingetreten: sie nimmt nicht mehr wie im Embryo aus dem Ektoderm ihren Ursprung, sondern aus derjenigen Stelle, wo äußere und innere caudale Keimschicht in einander übergehen. Kurz bei den Oligochäten sind caudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwerthige Primitivorgane.«

Beim Niederschreiben dieser Arbeit erhalte ich die Dissertation von Hescheler (36): Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Der Autor kommt zu dem Schluss, »dass die Regenerationsfähigkeit entsprechend dem steigenden Verlust an vorderen Segmenten abnimmt. Die Sterblichkeitsziffer wird höher, das Auftreten und die weitere Ausbildung der Regenerate verlangsamt sich oder besser gesagt, variirt sehr individuell; stets werden weniger Segmente regenerirt, als abgeschnitten wurden, und zwar, das ist von Wichtigkeit, steigt die Zahl der neugebildeten Segmente, die Beschränkung vorausgesetzt, nicht irgendwie proportional der Zahl der abgeschnittenen Ringe; meist werden vier regenerirt. Diese Verhältnisse gelten nun in erster Linie für Allolobophora terrestris.

Was die Stücke, die aus den 15 ersten Segmenten bestanden, anbetrifft, so wurde festgestellt, dass sie meist innerhalb der ersten Woche starben; einige lebten 36 bis 40 Tage, ohne aber Zeichen von Regenerationserscheinungen zu äußern. Bei Verlust größerer vorderer Partien (als 15 Segmente) traten noch ausnahmsweise Regenerationsknospen auf, die sich aber nicht weiter entwickelten. Eine bestimmte Grenze für die Regeneration des Kopfes existirt daher nicht. Gewöhnlich werden etwa vier Segmente regenerirt. Die Regeneration des Hinterendes geht sehr viel leichter vor sich, wie die zahlreichen Funde von Individuen mit regenerirtem Schwanz beweisen. Dennoch wurden bei den Versuchen relativ wenig Fälle solcher Regenerationen beobachtet. Es tritt das Regenerat als langes, dünnes Anhängsel mit vielen Segmenten plötzlich auf. Die Beobachtungen sprechen dafür, dass diese Art der Regeneration vor Allem in der wärmeren Jahreszeit stattfindet. Ob daneben noch eine langsamere Neubildung von hinteren Segmenten vorkommt, kann nicht sicher entschieden werden. Alle Fälle, die zur Prüfung dieser Frage herangezogen wurden, sprechen für das Gegentheil.«

Um nun noch kurz die bei der embryonalen Entwicklung vor sich gehenden Processe zu berühren, führe ich Vejdovský (88) an:

»Das nächste Stadium ist charakterisirt durch das Vorhandensein des Stomodaeums, welches in dem ersten Momente seiner Entstehung als eine kurze aber ziemlich weite Röhre der eingestülpten Hypodermis am Rande des Blastoporusrestes erscheint. Die Einstülpung des Epiblastes zur Bildung des Proctodaeums am hinteren Körperende findet erst in sehr späten Entwicklungsstadien statt und nimmt anfänglich nur das letzte Segment an der Dorsalseite ein. Neuere Untersuchungen an jüngeren Stadien lehren indessen, dass das Pharynxepithel aus den modificirten Hypoblastzellen sich aufbaut.«

Wilson (9) und Kowalevski (54) sagen übereinstimmend, dass sowohl das Stomodaeum wie auch das Proctodaeum durch Epiblasteinstülpung entstände.

2. Untersuchungsmethode.

Die Lumbriciden wurden durch Messerschnitte in zwei oder mehr Theile zerlegt und zwar wurde die Theilungsebene bald in der Mitte, bald näher dem Vorder- oder dem Hinterende angelegt. Nach dem Durchschneiden zeigten die kopflosen Hinterenden eine sehr große Beweglichkeit und zwar so, dass sie sich etwas zusammenkrümmten und um ihre Längsachse rotirten. Die Vorderenden krümmten sich Anfangs auch ziemlich heftig nach beiden Seiten hin, sie beruhigten sich indessen bald wieder und verkrochen sich in den Gefäßen. Durch die nach der Durchschneidung eintretende heftige Kontraktion der Ringmuskulatur kam es bald zu einem Stehen der Blutung. Der Darm und das ihn umgebende Gewebe ragte als fein gekräuselte, bräunlich gelb gefärbte Masse über die Schnittfläche hervor. Zuerst hielt ich die Würmer in Erde, welche vorher auf das Vorhandensein anderer Würmer genau untersucht worden war, die in porösen Thontöpfen (Blumentöpfen) sich befand, dessen Bodenöffnung durch ein feines Drahtsieb verschlossen war. Das obere, freie Ende verschloss ich durch mehrfache Lagen von Leinwand. In diese Töpfe wurden die zerschnittenen Würmer hinein gesetzt; die Vorderenden wühlten sich bald in die Erde ein und entzogen sich so der Beobachtung. Die Töpfe selbst wurden im Garten eingegraben, so dass sie vollständig von Erde umgeben waren, und so die Feuchtigkeit und die Luftcirkulation sich der im Topfe enthaltenen Erde mittheilen konnte. Hierdurch hatte ich die Würmer in Lebensbedingungen gebracht, welche sich ihren natürlichen möglichst näherten. Tagtäglich wurden die Thiere nachgesehen, und ihre Regeneration beobachtet. Dieselbe ging auch anstandslos von statten. Die dieser Methode anhaftenden Übelstände stellten sich jedoch erst später heraus. Wenn nämlich die Würmer konservirt waren und nun in Schnittserien zerlegt werden sollten, so war das Schneiden einfach unmöglich, weil der erdige Darminhalt die Schnitte zum Zerreißen brachte und das Messer bald unbrauchbar machte. So gut diese Methode für die Regeneration selbst war, so unbrauchbar war dieselbe für die spätere histologische Untersuchung; ich musste daher eine andere versuchen, welche diese Schwierigkeiten umging. Die von FIELDE vorgeschlagene Methode, die Würmer in Wasser zu halten, konnte aus dem einfachen Grunde nicht benutzt werden, weil hierbei die Würmer nur 14 Tage am Leben zu erhalten waren, wenngleich täglicher Wasserwechsel stattfand, und zur Regeneration der Köpfe eine bei Weitem längere Zeit nöthig war. Ich brachte desshalb die Thiere in Glasgefäße, die mit Glasdeckel verschließbar und mit zerpflücktem Fließpapier bis zur Hälfte locker gefüllt waren; dieses Fließpapier wurde angefeuchtet erhalten und täglich erneuert. Hier hielten sich nun die Regenwürmer lange Zeit hindurch lebensfähig. Entgegen der Ansicht FRIEDLÄNDER's (30), der Würmer so nur drei bis vier Wochen erhalten konnte, habe ich Würmer über zwei Monate erhalten und zwar nicht allein nur kümmerlich ihr Leben fristend, sondern regenerationsfähig. Aus den Hinterenden entleerte sich der Darminhalt auf natürliche Weise, zumal da keine neue Nahrung aufgenommen werden konnte; anders verhielt es sich jedoch mit den Vorderenden. Hier trat bald durch die Verwachsung der Wundränder ein Verschluss ein, so dass der noch im vorderen Theile des Darmes vorhandene erdige Darminhalt nicht mehr entleert werden konnte und daher beim Schneiden der Objekte in gleicher Weise störend wirkte. Um diesen Übelstand ganz zu vermeiden, brachte ich die normalen Würmer so lange in Fließpapier, bis sie den erdigen Darminhalt ganz entleert hatten; dies ließ sich leicht durch die grau-schwärzlichen Kothballen im Darme feststellen. Hierüber vergingen drei, vier bis fünf Tage. Nachdem nun der Darmkanal der Thiere vollständig leer war, zerschnitt ich die Würmer und setzte sie wieder in feuchtes Fließpapier, und ich fand, dass die Lebensenergie und Regenerationsfähigkeit durch diese Karenzzeit keinerlei Störung erlitten hatten, vielmehr geschah die Regeneration eben so vollständig und gut wie bei meiner ersten Methode. Ich hatte nun erreicht, dass der Darminhalt nur aus Fließpapierballen bestand, welcher zwar auch beim Schneiden etwas hinderlich war, jedoch keine erhebliche Störung beim Anfertigen der Schnittserien verursachte, ausgenommen, dass das Messer sehr bald stumpf wurde. Auch dieser kleine Übelstand ließ sich später noch dadurch umgehen, dass die Würmer in angefeuchtetes weiches Linnen eingeschlagen wurden; sie hielten sich hierin eben so gut lebens- und regenerationsfähig wie im Fließpapier und besaßen einen vollständig leeren Darmkanal, da sie keine Nahrung aufnehmen konnten. Die Würmer wurden durch Übergießen mit heißer Sublimat-Alkohollösung oder Pikrinschwefelsäure getödtet und konservirt; wenn der Augenblick abgewartet wurde, in dem die Würmer eine möglichst gestreckte Lage eingenommen hatten, und dann die Konservirungsflüssigkeit schnell darüber geschüttet wurde, so veränderten die Thiere ihre Lage nur wenig. Die Einwirkungsdauer der Konservirungsflüssigkeit betrug 10—15 Minuten, je nach der Größe der Thiere. Die Färbung der gehärteten Stücke geschah in toto mit Boraxkarmin und Hämatoxylin, welche beide Farblösungen gute Bilder ergaben. Es wurden 10 μ dicke Schnitte in sagittaler Richtung angefertigt.

Die Theilstücke mehrerer an demselben Tage zerschnittener Würmer wurden in ein Glasgefäß gesetzt, welches durch einen Glasdeckel sicher verschließbar war. Die Regenerationsfähigkeit war eine verschiedene, und zwar richtete sich dieselbe nach dem Alter der Thiere, indem sich junge Thiere, wie auch wohl anzunehmen war, schneller regenerirten wie alte, ausgewachsene und nach der Jahreszeit. Der letztere Faktor ist von größter Wichtigkeit; am günstigsten ist das Frühjahr und der Sommer, während die Regeneration im Herbst und Winter nur eine sehr langsame und unvollkommene war. Die Zeit, die bis zur Neubildung des Vorderdarmes verstreicht, ist erheblich größer wie die zur Bildung des Enddarmes; die Zeitdauer ist aber in beiden Fällen keine konstante Größe, sondern sie unterliegt mitunter sogar großen Schwankungen bei den einzelnen Thieren. Viele Würmer hatten nämlich nach sechs bis sieben Wochen noch keinen neuen Mund gebildet, während andere, unter den gleichen Bedingungen gehaltene, schon nach vier Wochen damit versehen waren; es liegt der Grund hierfür höchstwahrscheinlich in der individuellen Lebensenergie. Ein Theil der zerschnittenen Würmer starb ab, jedoch war dies nur ein kleiner Procentsatz, welcher sich nachher bei den verbesserten Methoden noch verringerte, so dass bei der nöthigen, sorgfältigen, täglichen Beobachtung der Thiere und sofortiger Entfernung abgestorbener oder im Absterben begriffener Stücke, verbunden mit Reinigung der Gläser, Erneuerung des Fließpapiers resp. Auswaschen und Anfeuchten des Leinens nur wenige Stücke abstarben. Das Absterben gab sich dadurch zu erkennen, dass die Theilstücke eine geringere Reizempfindlichkeit und Beweglichkeit zeigten; das absterbende Ende, immer das der Operationsstelle, nahm eine weißlich graue Farbe an, das Lumen des Wurmes war nicht mehr so gut gerundet, sondern flachte sich etwas ab, und schließlich fiel der Wurm bei eingetretenem Tode flach zusammen. Bei den Theilstücken kam es bezüglich der Regenerationsfähigkeit auf ihre Größe nicht an, wenngleich größere Stücke sich im Allgemeinen schneller regenerirten wie kleine, so konnte ich doch auch an kleinen, nur aus einzelnen Segmenten bestehenden Theilstücken die Regenerationserscheinungen beobachten. Schon makroskopisch zeigt sich die Regeneration von Vorder- und Enddarm verschiedenartig; ich werde im Folgenden zuerst die Neubildung des Enddarmes und dann die des Vorderdarmes besprechen.

3. Die Neubildung des Enddarmes.

Die Regeneration des Enddarmes erfolgt in folgender Weise: Nach dem Durchschneiden der Würmer führen die Kopfenden ziemlich lebhafte Bewegungen aus, die sich in Krümmungen und Drehungen um die Längsachse kund geben; jedoch zum Unterschied von den kopflosen Hinterenden hören hier die nur vom momentanen Schmerz diktirten zwecklosen Bewegungen früher auf und weichen koordinirten, zielbewussten; die Theilstücke verkriechen sich alsbald in dem Fließpapier resp. Linnen und beruhigen sich nach kurzer Zeit vollkommen. An der Schnittstelle bemerkt man eine Kontraktion der Muskulatur und der Hypodermis, so dass der mehr oder weniger bräunlich gefärbte Darm einige Millimeter die Schnittfläche nach hinten überragt. Mit der Zeit wird diese frei zu Tage stehende Darmknospe kleiner und kleiner, sie zieht sich in die Wunde zurück und wird auch von dem sich neu bildenden Granulationsgewebe eingeschlossen, bis nach verhältnismäßig kurzer Zeit die ganze Schnittstelle verheilt, d. h. von dem Körperepithel vollständig überzogen ist. Makroskopisch zeigt sich alsdann das Hinterende des Wurmes als eine vollständig geschlossene Kuppe von geringer Größe, welche sich durch ihre helle, beinah durchsichtige Farbe deutlich von dem alten Theile des Wurmes unterscheidet. Von dem Verhalten des Darmes in diesem neuen Theile kann man bei Lupenvergrößerung nichts bemerken, welches wohl darin seinen Grund hat, dass der Darm vollständig frei von Darminhalt ist, da die Thiere ja keine Nahrung finden und zu sich nehmen können. Nach kurzer

Zeit tritt nun auf der Kuppe dieser neu gebildeten Knospe ein Spalt auf, welcher den After darstellt, der denn auch bald in Funktion tritt. Diesen letzteren Umstand konnte ich leicht bei denjenigen Theilstücken feststellen, welche ich in feuchter Erde oder Fließpapier hielt, weil alsdann der Darm mit Nahrungsballen angefüllt war, welche weiter nach hinten rückten und durch diesen neuen Spalt entleert wurden.

Bei einzelnen Thieren bildete sich ein oder zwei Segmente vor der Schnittfläche ein Kontraktionsring, der allmählich tiefer wurde und schließlich das mit der Wunde versehene Ende vollständig abschnürte. Es trat also in diesem Falle eine Selbstverstümmelung der Thiere ein, weil diese offenbar den geschehenen Eingriff nicht vertragen konnten und derartig dagegen reagirten. Die Zahl solcher Fälle war aber nur sehr gering; die Art und Weise der Bildung des neuen Afters ging dann in genau derselben Weise vor sich. Es ist mir hierdurch geglückt, zu gleicher Zeit nachweisen zu können, dass in den Fällen von Selbstverstümmelung die Regeneration in derselben Weise vor sich geht wie bei künstlicher Durchtrennung, obwohl der erste Akt doch ein mehr natürlicher ist, da ja bekanntlich gerade die Lumbriciden sehr leicht Theilstücke ihres Körpers abschnüren und wieder ergänzen können, wie man im Frühjahr und Sommer an sehr zahlreichen aus dem Boden erworbenen Exemplaren sehen kann; die neugebildeten Theile zeichnen sich bekanntlich durch ihre hellere Farbe in Folge von Pigmentmangel vor den alten Theilen aus. Die Regeneration des Enddarmes geschah im Gegensatz zu der des Vorderdarmes unverhältnismäßig schnell; dieses findet seine Erklärung wohl in der größeren Einfachheit der Verhältnisse am Hinterende im Gegensatz zu den komplicirteren am Vorderende der Würmer. Nach sechs Stunden zeigten die Hinterenden noch deutlich die Wunde und den dieselbe überragenden, zusammengefalteten Darm; nach zehn Stunden ist der vorliegende Darmtheil schon ein gut Theil kleiner geworden, und diese Verkleinerung geht langsam weiter, so dass nach 24 Stunden schon das Darmende von der Außenwelt vollständig abgeschlossen sein kann. Es ist dieser Zeitpunkt natürlich nicht für alle Fälle maßgebend, sondern es treten individuelle Variationen auf, so dass z. B. ein anderes Thier derselben Species nach genau derselben Zeit ein noch nicht verheiltes Afterende zeigen kann, während das eines anderen schon vollständig vernarbt ist. Jedenfalls erstreckt sich dieser Unterschied nach meinen Erfahrungen aber kaum über 24 Stunden hinaus, so dass nach einem resp. zwei Tagen das Hinterende des Wurmes durch eine aus hellem, durchsichtigen Gewebe bestehende Knospe verschlossen ist. Nach weiteren 24 Stunden, also am dritten resp. vierten Tage kommt es dann zur Bildung des neuen Afters, der nach seiner Entstehung auch sofort in Funktion tritt. Schnittserien geben uns Auskunft über die näheren Vorgänge bei dieser Bildung. Die Erkenntnis der Thatsachen wird nun durch einen Umstand wesentlich erschwert. Schon beim Schneiden normaler Hinterenden fiel es mir oft auf, dass die Darmwand sich nicht einfach mit der äußeren Haut im Afterspalt verband, sondern dass der Darm in seinem letzten Ende eine zahlreiche Fältelung zeigte, so dass also auf einem Sagittalschnitte im After nicht nur die beiden Darmwände mit dazwischen gelegenem, freien Lumen sichtbar waren, sondern dies Lumen wurde von zwei bis vier bis sechs angeschnittenen Falten so ausgefüllt, dass zwischen ihnen nur sehr schmale Gänge übrig blieben. Analog verhält es sich nun mit den neu regenerirten Hinterenden, und hierdurch wird naturgemäß das Verständnis der Vorgänge ganz erheblich erschwert. Das Granulationsgewebe und zumal das neu gebildete Körperepithel ist so zart, dass sich eine Beschädigung desselben selbst bei vorsichtigster Behandlung und Konservirung des Objektes kaum vermeiden lässt.

Das Granulationsgewebe besteht nun histologisch aus einer Masse dicht an einander gelagerter Zellen, deren Grenzen nicht deutlich sichtbar sind. Das Protoplasma färbt sich nur ganz schwach und ist nur geringgradig feinkörnig. Die Kerne sind distinkt gefärbt und zeigen eine verschiedenartige Gestalt; ein Theil derselben ist elliptisch, ein größerer Theil rundlich oder länglich; die Kernkörperchen sind nur klein. Dieses neu gebildete Gewebe steht mit dem Mesoderm der Leibeshöhle im Zusammenhang und ist also einfach durch Neubildung und Wucherung der Zellen desselben entstanden, welche eine Umlagerung nach diesem Theile erfahren haben. In dieser Zellenmasse findet man ein mehr oder weniger weitmaschiges Lückensystem. In den äußeren Schichten des Granulationsgewebes, nach dem Ende der Knospe zu, werden die Zellen kleiner, mehr elliptisch und liegen in mehreren Lagen über einander; die Kerne derselben sind deutlich gefärbt und gleichfalls länglich (Fig. 15 *mes*). Je älter das Granulationsgewebe wird, um so mehr schwinden die in ihm vorhandenen Lücken, es wird durch Aneinanderlagerung der Zellen dichter und fester; die Zellgrenzen werden deutlicher und die Zahl der über einander gelagerten Zellschichten nach dem Körperepithel zu wird größer. Die Muskulatur hört an der Schnittstelle ziemlich plötzlich auf und setzt sich nicht weiter nach hinten zu fort (Fig. 16 *mu*). Der epitheliale Überzug ist in späteren Stadien, nach ein oder zwei Tagen, auf der ganzen neu gebildeten Knospe vorhanden; die neu gebildeten Epithelzellen sind um so kürzer und abgeplatteter, je mehr sie sich vom Mutterboden entfernen (Fig. 15 *ep*). Das am hinteren Ende geschlossene Darmrohr (Fig. 15 *md*) wächst nun allmählich weiter nach hinten, und dies Vorwärtsdringen geschieht in der Mehrzahl der Fälle nicht in toto, sondern in Gestalt von einem oder mehreren Divertikeln, die sich immer weiter nach hinten hinschieben, wie es in Fig. 16 *md* zu sehen ist, wo der eine Divertikel noch eine kleine Strecke von der Hypodermis entfernt ist, während der andere schon nach außen durchgebrochen ist.

Das Körperepithel zeigt bis zu diesem Zeitpunkte keinerlei Veränderung; es überzieht gleichmäßig die ganze neue Knospe und lässt nicht das Geringste erkennen, welches auf eine Einstülpung desselben schließen lassen könnte. Diese Verhältnisse bleiben so lange bestehen, bis der Mitteldarm das Körperepithel berührt und es nun zu einem Durchbruch des Darmes durch das dünne, schmale äußere Epithel kommt und somit eine Verbindung zwischen dem Darmlumen und der Außenwelt geschaffen worden ist. Fig. 16 giebt uns ein Übersichtsbild über diese Verhältnisse, man sieht die beiden Divertikel des Mitteldarmes (*md*), von denen der untere noch geschlossen ist und sich noch eine kleine Strecke von der Hypodermis entfernt zeigt, während der andere schon das äußere Körperepithel durchbrochen und damit einen neuen After (*a*) gebildet hat. Fig. 17 *a* zeigt bei stärkerer Vergrößerung die Grenze zwischen Darm- und Körperepithel; es ist nur die untere Wand des Enddarmes in der Zeichnung ausgeführt worden, weil die obere Wand sich leider als zerrissen erwies. Man sieht deutlich, wie die langen cylindrischen, mit dunkel gefärbtem Kern versehenen Darmepithelien sich um den Rand des neuen Afters (*a*) nach außen hin umschlagen, um sich dann erst mit dem neu gebildeten Körperepithel (*ep*) zu vereinigen. Dieses neu gebildete Epithel unterscheidet sich dadurch ganz distinkt von den Darmepithelien, dass sein Protoplasma etwas heller ist, die Zellgrenzen nur schwach angedeutet sind, und die Kerne eine mehr runde Gestalt besitzen, wobei sie sich zu gleicher Zeit nicht so stark färben. Die Muskulatur (*mu*) endet an der früheren Schnittstelle abgerundet, ohne sich weiter in das neu gebildete Gewebe hinein fortzusetzen. Aus diesen Schnitten ersieht man deutlich, dass die Bildung des Enddarmes ganz allein vom Mitteldarm ausgegangen ist, und dass hierbei das äußere Körperepithel nur eine rein passive Rolle gespielt hat. Die Bauchganglienkette endigt auf dem Niveau der Schnittfläche knopfförmig abgerundet und zeigt keinerlei Anzeichen von Neubildung, welches bei der Kürze der Zeit wohl leicht erklärlich sein dürfte; handelt es sich doch nur um drei oder vier Tage!

Die Neubildung des Enddarmes erfolgt in der Weise, dass der Mitteldarm auf der Höhe der Kuppe das Körperepithel durchbricht und mit ihm verlöthet, ohne dass es zu einer Neubildung von Segmenten zu kommen braucht, wie dies auch schon von Leo (60) im Jahre 1820 beschrieben wurde. Hescheler (36) ist in seiner Arbeit zu anderen Resultaten gekommen, ich möchte jedoch auf diese Arbeit erst nach Besprechung der Bildung des Vorderdarmes eingehen, um Wiederholungen zu vermeiden. Den Ausspruch Bülow's (15), »dass die Schwanzkeimschichten den embryonalen Keimblättern dynamisch gleichwerthig sein sollen, da sie dieselben Organe bilden wie diese«, kann ich nach meinen Untersuchungen nicht als richtig anerkennen; denn in diesem Falle hätte der Enddarm durch eine Einstülpung des Ektoderms, d. h. des Körperepithels, gebildet werden müssen, was doch keineswegs der Fall ist, vielmehr entspricht die regenerative Neubildung des Enddarmes der embryonalen Genese nicht.

4. Die Neubildung des Vorderdarmes.

Nachdem sich die des Kopfes beraubten Theilstücke einige Zeit lebhaft bewegt haben, tritt allmählich eine Beruhigung derselben ein, und in der Folge war die Bewegung derselben immer nur eine geringgradige. Der aus der Schnittstelle etwas hervorgequollene Darm wird allmählich wieder eingezogen, es bildet sich von den Wundrändern aus ein helles, durchsichtiges Gewebe, welches die Wundstelle überbrückt und das vordere Körperende verschließt. Mit der Zeit tritt nun eine Retraktion des Darmes ein der Art, dass sich die Mitte der neugebildeten Kuppe dellenförmig einsenkt, so dass sie um 1—1$^1/_2$ mm tiefer zu liegen kommt wie die beiden Ränder. Das helle, durchsichtige Gewebe, welches ich Granulationsgewebe nennen möchte, schrumpft mehr und mehr und nähert dadurch die Hypodermis von allen Seiten her gleichmäßig der Delle, welche in der Regel central, mitunter auch excentrisch gelegen sein kann; die Form derselben ist rundlich oder unregelmäßig dreieckig. Wenn wir eine Schnittstelle etwa elf Tage nach erfolgter Durchschneidung von oben her betrachten, so sehen wir, wie die Hypodermis von allen Seiten her gleichmäßig bis etwa in die Mitte der Schnittfläche zieht, welche etwas gegen das Niveau derselben eingesunken ist; ich glaube, dass diese Stelle noch den letzten Rest des Granulationsgewebes darstellt, wiewohl es dem anderen Gewebe in Farbe und Aussehen vollständig gleicht und auch von dem Körperepithel überzogen ist, wie die Betrachtung der Schnitte lehrt. Zu dieser Zeit, etwa 10—14 Tage nach der Operation, wird die Bewegung der Thiere eine etwas lebhaftere, und man kann deutlich wahrnehmen, wie eine Stelle des vorderen Körperendes sich bei der Bewegung etwas nach vorn zu vorstreckt, genau so wie beim normalen Thiere die Oberlippe vorgestreckt wird. Im Ruhezustand ist dieser Randtheil wieder in gleichem Niveau mit der übrigen Schnittfläche. Diese geringgradige Verlängerung des dorsalen Wandtheiles, welche anfänglich nur bei der Bewegung der Würmer zu bemerken war, wird mit der Zeit eine bleibende, so dass dadurch das Vorderende der Würmer eine helmförmige Gestalt darbietet, indem der dorsale Rand vorgewölbt ist und die Delle höhlenartig in die Mitte zurücktritt. An dieser tief gelegenen Stelle kommt die neue Mundöffnung zum Vorschein, während sich aus dem etwas verlängerten dorsalen Randtheile die Oberlippe und aus dem übrigen Randtheile die Unterlippe bildet. Es geht also die Neubildung des Vorderdarmes vor sich, ohne dass sich neue Segmente bilden, wie ich besonders hervorheben möchte; nur in vereinzelten Fällen bildete sich auf der Wundfläche ein kleiner, kegelförmiger Zapfen, der Segmentirung erkennen ließ und auf der Spitze des Kegels die Mundöffnung hatte; ich werde später eingehender auf diesen Punkt zurückkommen.

Da der Zeitpunkt der Mundbildung makroskopisch nur sehr schwer und dann immer auch nur annäherungsweise zu bestimmen war, so war ich gezwungen, eine große Menge Material zu schneiden, bevor ich zu den gewonnenen Resultaten gelangt bin. Die Durchsicht der Schnittserien ergiebt nun, dass schon nach kurzer Zeit (vier bis sechs Tagen) die ganze neugebildete Knospe vom Körperepithel überzogen ist; an früheren Stadien konnte ich auf Schnitten keinen Epithelüberzug nachweisen, es zeigte sich immer noch eine Verbindung des Darmes mit der Außenwelt; ich glaube jedoch annehmen zu dürfen, dass schon früher wie nach vier bis sechs Tagen die Knospe mit dem äußeren Epithel überzogen ist, jedoch ist dies neugebildete Epithel so zart und mitsammt dem Granulationsgewebe in so dünner Schicht vorhanden, dass selbst die größte Vorsicht bei der Konservirung eine Kontraktion des Hautmuskelschlauches und damit eine Sprengung des epithelialen Überzugs zur Folge hat. Der Grund, welcher mich zu obiger Annahme berechtigt, ist der, dass das helle, durchsichtige Gewebe der Knospe schon nach zwei Tagen genau dieselbe gleichförmige Beschaffenheit und denselben Glanz zeigt wie nach vier bis sechs Tagen, zu welchem Zeitpunkte schon ein epithelialer Überzug vorhanden ist, wie die histologische Untersuchung lehrt. Das äußere Epithelgewebe ist in dem neugebildeten Theile kürzer, indem die Zellgrenzen nach innen zu undeutlicher werden; der Kern und das Protoplasma sind mehr nach dem äußeren Ende der Zellen gerückt. Das Protoplasma ist weniger körnig wie das der Mutterzellen. In einiger Entfernung von der Operationsstelle treten zwischen den Epidermiszellen verhältnismäßig große Lücken auf. Die Zellen grenzen am oberen Ende vollständig an einander, verschmälern sich dann aber ziemlich beträchtlich in ihrem Breitendurchmesser, so dass dadurch die erwähnten Lücken entstehen; die Kerne sind in diesen so veränderten Zellen kleiner. Auf der Höhe der Knospe sind diese Veränderungen am größten. Je näher man der Operationsstelle kommt, je größer werden die Zellen und Zellkerne, das Protoplasma nimmt an Menge zu, und die Lücken schwinden mehr und mehr, bis schließlich eine Zelle dicht neben der anderen gelegen ist. In älteren Stadien fehlen diese Lücken, die Epithelien stellen niedrige, kubische Zellen mit deutlichem Kern dar (Fig. 13 *ep*). Die Ringmuskulatur verjüngt sich nach vorn zu alsbald sehr stark, um bald ganz aufzuhören. Die Längsmuskelschicht wird ebenfalls sehr dünn und in ihrer Verlängerung kann man einzelne feine, in zwei- bis dreifacher Schicht über einander liegende Zellen von Spindelform mit deutlich gefärbtem Kern dicht unter dem Körperepithel hinziehen sehen (Fig. 13 *mu*). Das die Hauptmasse der Knospe bildende Granulationsgewebe besteht aus zahlreichen Zellen von platter Form mit schwach sich färbendem Protoplasma und deutlich scharf begrenztem, runden Kern. Die Zellen besitzen an ihrer Peripherie mehrere Ausläufer, die in unregelmäßigen Abständen vom Protoplasmarande abgehen. Diese Ausläufer stehen mit einander in Verbindung und bilden so ein Maschenwerk, dessen Zwischenräume verschieden groß sind (Fig. 13 *mes*). An Hauptknotenpunkten desselben findet man mehrere Zellen angehäuft liegen. In jungen Stadien zieht dieses Gewebe, welches histologisch mit dem Mesenchymgewebe vollständig übereinstimmt, bis an das Körperepithel heran. Was den Ursprung dieses Mesenchymgewebes anbelangt, so ergiebt sich aus meinen Schnitten, dass es aus dem mesodermalen Gewebe hervorgegangen ist. In älteren Stadien sieht man nun, wie die am weitesten centrifugal gelegenen Mesenchymzellen sich allmählich verschmälern und ihre Ausläufer verlieren, so dass sie zuletzt feine, schmale, spindelförmige Zellen mit Kern bilden, welche sich in mehrfacher Schicht an einander legen und so jenen oben erwähnten Streifen bilden, der dicht unter dem Körperepithel gelegen ist und gleichsam die Verlängerung der Längsmuskulatur darstellt. Auf diese Weise haben sich aus Mesenchymzellen spindelförmige glatte Muskelzellen gebildet, welche sich schließlich an einander reihen und so die Muscularis bilden.

Was nun das Verhalten des Darmes anbelangt, so sieht man, wie von dem vorderen Ende, welches sich auch geschlossen hatte, schmale Divertikel nach vorn wachsen und sich mehr oder weniger gegen die Kuppe der Knospe hin erstrecken. Schließlich reicht der Darm bis an das Epithel, welches noch vollständig unverändert die Knospe überzieht; von einer Einsenkung oder Einstülpung desselben ist nichts zu bemerken. Hat nun der Darm das äußere Epithel erreicht, so durchbricht er dasselbe und stellt so eine Kommunikation mit der Außenwelt her, d. h. mit anderen Worten: Es hat sich ein neuer Mund gebildet. In Fig. 13 sieht man die neugebildete Knospe mit dem dünnen Epithelüberzuge. Das Mesenchymgewebe ist gut ausgebildet; an der ventralen Seite ist dasselbe von weitmaschiger Beschaffenheit, während an der dorsalen Seite die Maschen mehr fehlen und die dicht an einander gelagerten Zellen einen dicken Wulst bilden, welcher einen kompakten Eindruck macht und die sich bildende Schlundkopfmuskulatur andeutet, indem schon zahlreiche Zellen von spindelförmiger Gestalt auftreten. Ein Darmdivertikel zieht nun bis an das Körperepithel und verlöthet mit demselben (Fig. 13 *md*); an dem Epithel ist von einer Einsenkung nichts zu sehen, es zieht ganz gleichmäßig über die Knospe hin. Die Figur 12 *md*, die zu derselben Schnittserie gehört und vierzehn Schnitte à 10 μ Dicke hinter der vorigen abgebildeten gelegen ist, zeigt ein Divertikel, das soeben zum Durchbruch gekommen ist, indem der Mitteldarm knospenförmig durch das Körperepithel hindurchgewachsen ist, sich umgeschlagen hat und dann mit dem äußeren Epithel verlöthet ist (Fig. 12 *m*). Späterhin erfolgt dann ein Einziehen der vorgestülpten Darmtheile und es stellt sich die Mundöffnung wie die normale dar, indem das Ektoderm in das Entoderm glatt übergeht.

Diese Schnitte zeigen uns also ganz deutlich, dass die Neubildung des Mundes allein vom Mitteldarm ausgeht und dass sich das Körperepithel hierbei nur passiv verhält. Die Bildung des Vorderdarmes erfolgt also nicht, wie u. A. Bülow und Semper annehmen, analog der embryonalen Entwicklung, sondern der Vorderdarm wird einzig und allein vom Mitteldarm gebildet; während unter normalen Verhältnissen das Stomodaeum durch eine Einstülpung des Ektoderms entsteht, welche alsdann in der Tiefe mit dem Entoderm verschmilzt und eine Kommunikation mit demselben herstellt.

Von Bedeutung ist hierbei noch das Verhalten der Schlundkopfmuskulatur; dieselbe wird nämlich, wie meine Untersuchungen ergeben, schon angelegt und entwickelt, während noch keine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt besteht, sondern wenn das Vorderende des Darmes noch ziemlich weit von dem Vorderende des Thieres entfernt ist. Man bemerkt nämlich an der dorsalen Wand des Darmes eine große Zellanhäufung, die aus Chloragogenzellen besteht, welche nach vorn und oben an die Mesenchymschicht grenzen. An der dorsalen Wand dieses Zellenhaufens treten nun die Mesenchymzellen in bedeutend dichterer Lage auf; sie liegen so dicht bei einander, dass die sonst zwischen ihnen vorhandenen Maschenräume vollständig verschwinden. Eine Folge dieses dichten Zusammenliegens ist die, dass sich die Protoplasmaleiber der Zellen gegenseitig abplatten, so dass an Stelle der breiten, platten die schon oben erwähnte Spindelform entsteht: mit anderen Worten, sie gehen in Muskelzellen über. Die so gebildete Muskelschicht, die an einzelnen Stellen schon eine ziemliche Dicke besitzt, ist durch ein hindurchtretendes Blutgefäß — einen Seitenast des dorsalen Blutgefäßes — in zwei ungleiche Hälften getheilt, so zwar, dass die Hauptschicht ventral von dem Blutgefäße und die dünnere Schicht dorsal von demselben liegt. Es ist also schon eine Anlage und bis zu einem gewissen Grade eine Ausbildung der Schlundkopfmuskulatur erfolgt, ehe der Vorderdarm als solcher gebildet wurde, d. h. ehe derselbe in Thätigkeit treten konnte. Erst nachdem diese Bildung erfolgt ist, kommt es zur Bildung des Mundes durch Verlöthung des Darm- und Körperepithels und Durchbrechen einer Öffnung. Der neu gebildete Theil ist sogleich vollkommen leistungsfähig. Das dorsale Blutgefäß im vorderen Körpertheile ist im Allgemeinen leer, nur an einzelnen Stellen findet man eine Anhäufung von kleinen rundlichen Zellen mit schwach granulirtem Protoplasmaleib ohne Kern (farblose

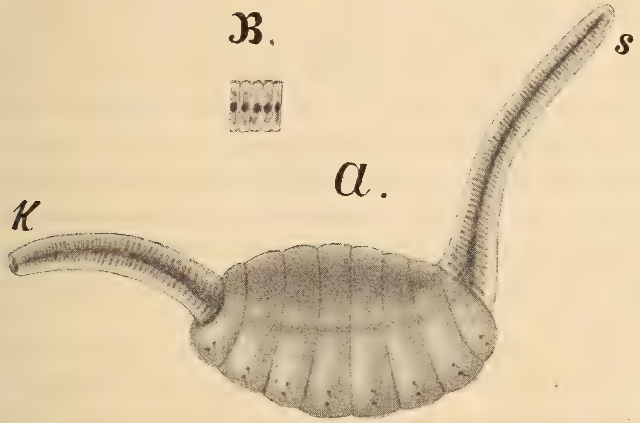
Blutkörperchen), die in einer ungefärbten oder nur schwach gelblich gefärbten Masse eingebettet liegen. In der neugebildeten Knospe sind zahlreiche größere und kleinere Blutsinus (Fig. 12 *bl.s.*) von ganz unregelmäßiger Form, die mit einer auf Schnitten gleichmäßig hyalin erscheinenden Masse gefüllt sind. Diese hängen wohl offenbar mit dem dorsalen Blutgefäße zusammen und dienen dazu, diesen in lebhafter Zellproduktion befindlichen Theilen die in erhöhtem Maße nothwendige Blutmenge zur Verfügung stellen zu können.

Über das Verhalten des Nervensystems in dem neugebildeten Kopf habe ich nur wenige Beobachtungen anstellen können; besondere Untersuchungen hierüber, gestützt auf specifische Färbungsmethoden, sind von mir nicht vorgenommen worden, sondern meine Beobachtungen stützen sich lediglich auf mit Boraxkarmin respektive Hämatoxylin gefärbte Schnitte und können daher keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. In den meisten Fällen, zumal in allen jüngeren Stadien, sieht man, wie der Bauchstrang an der Operationsstelle knopfförmig abgerundet endet. Sein Durchmesser ist bis nach vorn zu ziemlich derselbe geblieben. Die an der ventralen Seite immer zahlreich vorhandenen Ganglienzellen liegen auch vorn in dem abgerundeten Ende; ein Unterschied zwischen diesen und denen in dem ursprünglichen Theile des Bauchstranges besteht nicht. In den weiter entwickelten Würmern, bei denen der Mund soeben angelegt worden war, erstreckt sich der Bauchstrang mit in das neu gebildete Mesenchymgewebe hinein, wobei er sich nach vorn zu nur etwas verjüngt. Auch in diesem neu gebildeten Theile, der ebenfalls knopfförmig endigt, findet man Ganglienzellen in derselben Häufigkeit wie im normalen Theile. Interessant ist das Verhalten des Bauchstranges in noch älteren Stadien, wo der Mund schon vollständig ausgebildet und funktionsfähig ist. Hierüber gab mir ein Präparat, bei dem der neue Kopf einen spitzen Kegel bildet, Aufschluss. Auf den durch dieses Vordertheil gelegten Sagittalschnitten kann man den Bauchstrang in den neu gebildeten Theil hinein verfolgen; er zieht sogar schon bis an die vollkommen ausgebildete Muscularis am Vorderende; er verjüngt sich natürlich etwas nach vorn und besitzt zahlreiche Ganglienzellen. Von der Anlage eines Ganglions oder von Nervenkommissuren ist noch nichts zu bemerken, trotzdem dieser Wurm 49 Tage alt geworden war. Hierdurch ist also der Beweis erbracht worden, dass die Regeneration der nervösen Organe zwar auch vor sich geht, jedoch sehr lange Zeit beansprucht. Dieses stimmt mit den Angaben von FIELDE (26) überein, welche erst nach einem Zeitraum von 58 Tagen ein neues Unter- und Oberschlundganglion nebst den dazu gehörigen Kommissuren vorfand.

Die Neubildung des Vorderdarmes erfordert vier Wochen und mehr.

Die Resultate Hescheler's (36) kann ich mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen nicht vollständig in Einklang bringen. Ich habe gefunden, dass es in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle bei der Regeneration des Kopfes nicht zu einer Regeneration von vier Segmenten zu kommen braucht, sondern es bildet sich nach Verschluss der Wunde aus deren dorsaler Wand die Oberlippe; es findet dann die Bildung des Vorderdarmes seitens des Mitteldarmes statt und der so neugebildete Mund tritt in Funktion, wie Nahrungsballen beweisen, welche sich in den dicht hinter dem Kopfe befindlichen Darmabschnitten befinden. Es ist in diesen Fällen, die Beobachtungsdauer erstreckte sich bis auf acht Wochen, keine Neubildung von Segmenten erfolgt, und man kann doch mit vollem Recht von stattgefundener Regeneration reden, wenn schon ein seinen Zweck erfüllender Mund gebildet ist, auch wenn die verloren gegangenen Segmente nicht ersetzt werden. Ich habe bei meinen zahlreichen Versuchen nur einen einzigen Fall beobachtet, bei dem es zur Regeneration einer größeren Zahl von Segmenten bei der Neubildung des Vorderdarmes gekommen ist. Es handelt sich um ein Hinterende von Allolobophora terrestris, welches etwa das letzte Viertel des ganzen Thieres ausmachte; bei diesem bildete sich der Kopf in Gestalt eines Kegels, welcher gleichsam auf die Wundfläche aufgesetzt worden war; der Mund befand sich auf der Spitze des Kegels. Als der Wurm 49 Tage nach der Operation getödtet wurde, hatten sich am Vorderende 17 neue Segmente gebildet. Auf den Schnitten sah man, dass der Mund sich vollständig ausgebildet an der Spitze des Kegels befand, und dass sich der Bauchstrang bis in die Spitze des Kegels fortgesetzt hatte; von der Anlage eines Gehirns war noch nichts zu sehen.

In einem anderen Falle erhielt Herr Joest, welcher Transplantationsversuche an Regenwürmern anstellt, ein interessantes Exemplar. Er zerschnitt am 9. December v. J. einen Wurm in 31 Theilstücke; am 9. Januar bemerkte er an einem nur aus acht Segmenten bestehenden, dem vorderen Körperdrittel entstammenden Theile, welchem Kopf und After fehlte, dass an dem einen Ende sich eine kleine, ca. 2 mm lange Spitze aus hellem, durchsichtigen Gewebe gebildet hatte. Fünf Tage später, am 14. Januar, sprosste am anderen Ende gleichfalls eine kleine Spitze hervor, und zwar war dieses der neue Kopf, wie sich später herausstellte, während die andere das neue Hinterende war. Am 27. Januar hatte die Schwanzspitze eine Länge von 4 mm, und die Kopfspitze eine solche von $2^{1}/_{2}$ mm erreicht. Die Schwanzspitze zählte mehr als 50 Segmente; die Zahl der Segmente der Kopfspitze ist nicht genau festzustellen, jedoch ist die Zahl nicht viel geringer wie bei der Schwanzspitze. Die nebenstehende, von Herrn Joest entworfene Figur (Oc. 1, Obj. A. Zeiss, der Buchstabe *k* bezeichnet das Vorderende, *s* das Hinterende) stellt diesen Wurm dar. Die beiden Enden erschienen außerordentlich zart und durchsichtig gegenüber dem dunklen, undurchsichtigen Mittelstück, was auf der Zeichnung nicht so gut wiederzugeben war. Dieser am Vorder- und Hinterende so eigenthümlich regenerirte Wurm bot dadurch ein höchst sonderbares Aussehen. In beiden Enden ist der Darm, markirt durch seine Chloragogenzellen, deutlich sichtbar; seine Segmentirung ist sehr klar. Ein kleines Stück des Hinterendes wurde in Fig. *B* bei etwas stärkerer Vergrößerung wiedergegeben, um die Segmentirung besser zu zeigen. Sie ist am Vorderende in derselben Weise vorhanden. Das Rückengefäß ist an beiden Spitzen als breiter, rother, pulsirender Strang sichtbar; es hat anscheinend dasselbe Lumen wie das Gefäß des Hauptstückes. Die Pulswelle ist deutlich wahrzunehmen. Am 2. Februar starb der Wurm ab, wahrscheinlich desshalb, weil sein Vorder- und Hinterende ganz außerordentlich



zart war, und er beim Anfertigen der Zeichnung unter recht ungünstige Verhältnisse gebracht werden musste.

Auch Morgan (67) führt einen Fall an, in welchem nach dem Verlust einer größeren Zahl vorderer Segmente mehr als 15 Segmente regenerirt wurden. Die angeführten Fälle stellen nur ganz seltene Ausnahmen dar. Im Ganzen muss ich meine Behauptung aufrecht erhalten, dass die Regeneration des Vorderdarmes in der Regel ohne Neubildung von Segmenten erfolgt. In wie weit eine solche später noch stattfindet, lasse ich hier unerörtert.

Die Gründe, welche Hescheler dazu bestimmt haben mögen, die Regeneration nach Neubildung von vier Segmenten als abgeschlossen zu erachten, sind schwer zu verstehen. Es können zur Entscheidung dieser Kontroverse zwei Gesichtspunkte in Frage kommen: 1) ist die Regeneration als abgeschlossen zu erachten, wenn die betr. Organe neugebildet sind oder 2) wenn die verloren gegangenen Segmente wieder ersetzt sind? Bezüglich Punkt 1 ist nun die Neubildung des Vorderdarmes, d. h. die einzige Organneubildung, die makroskopisch feststellbar ist, denn die Neubildung der Ganglien etc. lässt sich nur histologisch nachweisen, schon erfolgt, ohne dass es zur Neubildung von Segmenten gekommen ist, und bez. 2 fehlen noch verschiedene Segmente an der ursprünglichen Zahl.

Die beiden von mir angeführten Fälle zeigen entgegen der Meinung Hescheler's, dass auch mehr als sieben Segmente regenerirt werden können, denn in dem einen Falle betrug die Zahl der neugebildeten Segmente 17, in dem anderen circa 50; ferner beweisen die beiden Fälle, dass die Ansicht Hescheler's eine irrige ist, wenn er glaubt, dass bei Verlust größerer vorderer Partien (als 15 Segmente) nur noch ausnahmsweise Regenerationsknospen auftraten, die sich aber nicht weiter entwickelten; denn in den vorliegenden Fällen waren weit mehr als 15 Segmente entfernt worden und trotzdem regenerirten sie sich vollständig. Ich kann nach den von mir gesammelten Erfahrungen keinen nennenswerthen Unterschied darin finden, ob viel oder wenig Segmente entfernt worden sind, die Regeneration des Vorderdarmes ging gleich gut von statten. Die Regeneration des Enddarmes erfolgt in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle ohne Neubildung von Segmenten und die Regeneration des Hinterendes ist man doch berechtigt dann als abgeschlossen zu betrachten, wenn sich ein funktionsfähiger After gebildet hat, wie dieses in den meisten Fällen schon nach drei bis vier Tagen erfolgt war. Ich kann mir den geringen Erfolg, den HESCHELER bei seinen Regenerationsversuchen des Hinterendes gehabt hat, nur so erklären, dass er das von mir beschriebene Stadium als noch nicht regenerirt angesehen hat, während doch die Schnittserien den unumstößlichen Beweis erbringen, dass der After schon neu gebildet ist. Ob nun später noch eine Vermehrung der Segmente zum Auswachsen des Wurmes hinzukommt, scheint mir für die principielle Entscheidung der Frage nicht von Bedeutung; denn es kommt hierbei auf die Neubildung der wichtigen, lebenserhaltenden Organe an und nicht auf die Zahl der Segmente. Auch die Regeneration des Hinterendes war an eine bestimmte Anzahl von Segmenten nicht gebunden; ich habe die Neubildung des Afters selbst bei Kopfstücken gefunden, die nur aus 7 bis 8 Segmenten bestanden, wohingegen HESCHELER angiebt, dass Stücke, die aus den ersten 15 Segmenten bestanden, meistens innerhalb der ersten Woche abstarben, einige lebten wohl 36—40 Tage, ohne aber ein Zeichen von Regenerationserscheinungen zu äußern. Außerdem gelang es mir in einem Falle zu beobachten, dass ein nur aus vier Segmenten bestehendes Mittelstück Kopf und After neu bildete. Es sind nur vereinzelte Fälle, im Vergleich zu der großen übrigen Zahl, vorgekommen, in denen sich bei der Regeneration des Afters mehr Segmente gebildet hatten (siehe Textfigur). Jedoch geschah in diesen Fällen die Neubildung langsam und keineswegs plötzlich, wie HESCHELER angiebt.

Eine andere interessante und wichtige Thatsache möchte ich an dieser Stelle noch mittheilen. Im vorigen Sommer hatte ich vier Exemplare von Allol. terrestris in je zwei Theile zerschnitten und diese zusammen in ein mit Fließpapier gefülltes Glasgefäß gesetzt. Bei der nach Verlauf von zwei Tagen stattgehabten Kontrolle bemerkte ich, wie zwei Enden verschiedener Würmer mit den Wundflächen verklebt waren und zwar ein Vorder- und ein Hinterende. Diese beiden Theilstücke stammten von verschiedenen Thieren, denn das Kopfende hatte einen größeren Durchmesser und eine dunklere Farbe, während das Hinterende dünner und heller war. Die Verwachsung war in der Weise erfolgt, dass das Hinterende um 90° um seine Längsachse gedreht war, so dass also das Rückengefäß des Hinterendes sich nicht in der Fortsetzung desjenigen vom Vorderende befand, sondern an der rechten Längsseite. Der Bauchstrang lag dem entsprechend an der linken Längsseite des Hinterendes des neuen Individuums. An der linken Seite gingen die Körperwände beider Theile direkt in einander über, es war keine Vertiefung oder Narbe zu sehen; auf der rechten Seite ragte natürlich die vernarbte Fläche des Vordertheils etwa in einem Fünftel seiner ganzen Breite über das Hinterende hinaus, welches ja einen kleineren Durchmesser besaß. Die Bewegungen, welche das aus zwei verschiedenen Hälften gebildete Individuum ausführte, waren fast vollständig normal; die Kontraktionen, die vom Vordertheil ausgingen, setzten sich auf das Hintertheil hin fort und umgekehrt. Das Thier starb leider nach vier Tagen ab. Ich setzte Hunderte von Theilstücken in ein Gefäß, jedoch ist der Versuch nie wieder geglückt; ich versuchte es daher, ob es nicht möglich sein sollte, Hälften zweier Würmer künstlich zu einem neuen Wurm zu vereinigen. Ich zerschnitt Würmer in zwei Theile und vereinigte zwei verschiedene Hälften, in normaler Lage oder auch um 180° gedreht, durch Seidennähte, die ich mit ganz feinen, stark gekrümmten Nadeln durch den Hautmuskelschlauch legte. Der Versuch glückte; es gelang mir, eine Vereinigung zu erzielen und die Thiere 4—5 Tage nach der Operation am Leben zu erhalten, wobei eine Verheilung der Wunde eintrat. Durch leicht einzuführende Verbesserungen der Methode und Behandlung der Würmer nach der Operation etc. müsste man zweifellos zu guten Resultaten gelangen. Da diese Versuche meiner eigentlichen Arbeit fern liegen, andererseits aber von großer Wichtigkeit sind, so erfolgt eine Fortsetzung derselben von anderer Seite im hiesigen Institute.

5. Zusammenfassung der Resultate.

Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei Lumbriciden erfolgt lediglich durch Verlöthung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne dass letzteres eine Einstülpung erkennen lässt.

Vorderdarm und Enddarm gehen somit aus dem Entoderm hervor. Die Regeneration geschieht in der Regel ohne Neubildung von Segmenten. Die Regenerationsfähigkeit ist nicht auf eine bestimmte Anzahl Segmente beschränkt.

Schlussbetrachtungen.

Die zweifelsohne interessanten Vorgänge bei der Regeneration haben von jeher die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich gelenkt. Während man sich früher damit begnügte, die Regenerationsfähigkeit bei den verschiedenen Thieren zu erproben, bemühte man sich späterhin, Einblicke in die inneren Vorgänge bei der Regeneration zu erhalten. Der Gedanke lag nahe, dass diese denen gleich sein müssten, welche sich bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung abspielten, denn auch hier kommt es ja zu einer Neubildung von Körpertheilen aus schon bestehendem Gewebe. Diesen Anschauungen tritt KENNEL (49) entgegen; er sagt: »Man kann das Zerfallen und Regeneriren (bei Seesternen, Polypen etc.) nicht identificiren mit der oben beschriebenen Vermehrung oder Fortpflanzung durch Theilung, wo vorher eine ganze Reihe von Neubildungen und Knospungserscheinungen sich geltend machen, die dazu führen, dass aus einem Individuum zwei werden, die sich trennen, nachdem jedes mehr oder weniger vollständig geworden ist. Solche Vorgänge kennen wir bei Rhabdocöliden (Microstoma, Macrostoma), Anneliden, Cölenteraten etc., von den Protozoen ganz abgesehen. Überall Vorbereitungen in ganz bestimmter Richtung, die zu bestimmten Resultaten führen. Die neu erzeugten Individuen sind sofort oder bald nach ihrer Ablösung im Besitze aller nöthigen Organe, und zu selbständigem Leben, wie zur Ernährung befähigt. Nicht so bei der pathologischen Quertheilung der Bipalien, anderer Planarien, Regenwürmer, Lumbriculus, der Abtrennung der Seesterne etc. Selbst wenn diese Vorgänge spontan eintreten würden, was ich nicht glaube, so wäre das Resultat der Vermehrung doch ein äußerst unsicheres, da wohl die größte Mehrzahl der mundlosen Theilstücke zu Grunde geht und nur ein kleiner Procentsatz auf Kosten aufgespeicherter Nahrungs-Reserve unter gewissen Bedingungen der Regeneratinn zu ganzen Thieren fähig ist. Die Häufigkeit solcher regenerirter Individuen zeigt nur die zahlreichen Störungen, denen manche Thiere ausgesetzt sind, die große Regenerationfähigkeit der letzteren, die sie befähigt, den Kampf ums Dasein dennoch erfolgreich durchzukämpfen. Keineswegs aber darf man beide Vorgänge in dasselbe Kapitel einreihen.« Wenngleich soeine Differenz zwischen Theilungs- und Regenerationsvorgängen besteht, so erklärte man sich doch die Art und Weise, wie diese Neubildungen vor sich gehen, als genau übereinstimmend mit der Keimblätterlehre, wonach also das spätere Ektoderm nur aus dem Ektoderm und das Entoderm nur aus dem Entoderm hervorgehen könnte. So sagt SEMPER (83) »dass kein Glied des thierischen Körpers auf zweierlei typisch verschiedene Weise innerhalb homologer Gruppen entstehen könnte«.

Allein bald erschienen Beobachtungen, wonach die Regenerationserscheinungen sich nicht in dies starre Schema der Keimblättertheorie einreihen ließen. R. Hertwig (35) sagt in seinem Lehrbuch: »so sollen bei den Ascidien Organe, welche bei der Embryonalentwicklung aus dem Ektoblast entstehen, bei der Knospung aus dem Entoblast gebildet werden«.

Vor drei Jahren erschien die kurze Mittheilung von F. v. Wagner (90), worin die Knospenbildung der Hydroidpolypen nach den Befunden Alb. Lang's so gedeutet wird, dass sie keine Wiederholung der Embryonalentwicklung sei. Weiterhin solle auch die Bildung des Pharynx bei den rabdocölen Turbellarien in abweichender Weise bei der Regeneration und Embryonalentwicklung erfolgen und ferner solle auch bei Lumbriculus die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht entsprechen, indem sie hier vom Ektoderm dort vom Entoderm ausgehe. Um diese von vorn herein nicht sehr wahrscheinliche Thatsache einer Nachprüfung zu unterziehen, habe ich, wie erwähnt, meine Untersuchungen vorgenommen und mich dabei nicht auf eine Form beschränkt, sondern mehrere Vertreter verwandter Formen untersucht, dabei von der Voraussetzung ausgehend, dass die oben angeführte Thatsache, wenn sie auf Wahrheit beruhe, bei allen Thieren nahe verwandter Formen gefunden werden müsse. Ich untersuchte daher einen Polychäten: Ophryotrocha puerilis, drei terricole Oligochäten: Allolobophora terrestris und A. foetida sowie Lumbricus rubellus, und einen limicolen Oligochäten: Naïs proboscidea. Meine gewonnenen Resultate sind folgende:

1) Alle drei Formen zeigen ein großes Regenerationsvermögen.

2) Das Vorderende wird nur von den genannten Oligochäten regenerirt; bei Ophryotrocha ist keine Regeneration des Kopfes eingetreten. Die Regeneration des Vorderendes findet fast immer statt und ist nicht auf die Entfernung einiger weniger Segmente beschränkt, sondern es lässt sich keine Grenze ziehen, indem auch Hinterenden oder Theilstücke, die nur aus wenigen Segmenten (4) bestehen, das Vorderende regeneriren können. Die Bildung einer bestimmten Anzahl von Segmenten am Vorderende der Lumbriciden ist nicht nothwendig; in den meisten Fällen kommt es nicht zur Bildung neuer Segmente, sondern der Mund entsteht an dem ersten alten Körpersegment. Die Bildung des Vorderdarmes geht übereinstimmend von dem Mitteldarm aus, ohne dass eine Einstülpung des Körperepithels stattfindet.

3) Die Regeneration der Hinterenden geht bei allen drei Formen

gleich gut und schnell vor sich; dieselbe ist an keine bestimmte Segmentzahl gebunden. Der Enddarm entsteht übereinstimmend bei den drei Arten aus dem Mitteldarm, ohne dass das Körperepithel dabei betheiligt ist. Bei den Lumbriciden bildet sich in der Mehrzahl der Fälle der After ohne Neubildung von Segmenten; in den wenigen Fällen, wo es zu einer Bildung von langen, dünnen Anhängseln mit vielen Segmenten kommt, geschieht dies nicht plötzlich, sondern langsam.

4) Mehrfache Regeneration wurde bei allen untersuchten Formen beobachtet.

5) Die Geschwindigkeit der Regeneration ist abhängig von der Jahreszeit und dem Alter der Thiere, indem sich die Regenerationsprocesse im Sommer und bei jungen Thieren schneller abwickeln.

Die von Fr. v. Wagner angegebene und auch durch meine Untersuchungen bewiesene Neubildung des Vorder- und Enddarmes vom Mitteldarm aus steht in direktem Gegensatz zu der embryonalen Entwicklung, wonach diese Theile ektodermaler Natur sind, und beweist, dass die allgemeine Annahme, in der Ontogenie und Regeneration verliefen die Bildungsvorgänge in homologer Weise, nicht für alle Fälle zutreffend ist. Weitere Stützen findet diese Ansicht durch die Vorgänge bei Bryozoen und Tunicaten und die Regeneration der Urodelenlinse. Korschelt und Heider (53) erwähnen in ihrem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte: »Nach den über die Knospung der Bryozoen und Tunicaten vorliegenden Untersuchungen scheint es, als ob die Bildung der Organe bei derselben vielfach abweichend von der Embryonalentwicklung sich vollzöge, d. h. die betreffenden Organe (z. B. Mitteldarm, Nervensystem) scheinen bei der Bildung der Knospe nicht demselben Keimblatt zu entstammen, aus welchem sie im Embryo hervorgehen.«

Über die Regeneration der Urodelenlinse nach der Exstirpation sind von Wolff (99) höchst interessante Mittheilungen gemacht worden, welche durch die Untersuchung von E. Müller (70) Bestätigung fanden. Müller fasst seine Befunde folgendermaßen zusammen: »Aus der hier mitgetheilten Untersuchung geht hervor, dass sich bei Triton nach der Exstirpation der Augenlinse eine neue Linse von ganz demselben Aussehen, wie die alte, in kurzer Zeit entwickelt. Das innere Blatt der Iris verliert sein Pigment, die Zellen werden cylindrisch und protoplasmatisch. Auch die dem Rande am nächsten belegenen Zellen erleiden diese Veränderung, und so zeigt die Iris ziemlich bald nach der Operation einen pupillaren, verdickten, aus zwei in einander übergehenden Epithellamellen bestehenden Randtheil. Durch das fortschreitende Wachsthum dieses Randtheiles wird in dem oberen Rande der Iris eine kleine Falte gebildet, welche gegen die Mitte der Pupille hin wächst. Diese Falte nimmt bald die Form einer Blase an, welche durch einen Stiel mit dem Mutterboden, dem Irisepithel, zusammenhängt. In ganz derselben Weise, wie sich die gewöhnliche Linsenblase nach ihrer Abschnürung aus dem Hornblatte zur Linse umbildet, entwickelt sich jetzt die in der obengenannten Weise aus der Iris entstandene Blase zu einer Linse von gewöhnlichem Aussehen.«

Diese Thatsachen beweisen, dass die Neubildung von Organen oder Körpertheilen nicht von denselben Theilen und auf dieselbe Weise zu erfolgen braucht wie bei der Embryonalentwicklung. Derartige Thatsachen, welche zeigen, dass bestimmte Organe bei der Regeneration sogar von anderen Keimblättern als bei der Embryonalentwicklung geliefert werden, sind auch sonst noch bekannt. Ich denke hierbei zunächst an die Angaben von Ott (72) und F. von Wagner (92) über die Theilung der rhabdocölen Turbellarien. Beide kommen zu dem Schluss, dass bei der Theilung der geschlechtslosen Thiere von Stenostoma wie bei allen Rhabdocölen sich der Pharynx aus dem Mesoblast bildet und nicht aus dem Ektoderm. Aus diesen Angaben ergiebt sich somit, dass die Keimblättertheorie ohne Weiteres auf regenerative Processe nicht anwendbar ist. Ob die Keimblättertheorie in ihrer bisherigen Fassung auch in der Embryonalentwicklung bestehen bleiben kann, müssen weitere Untersuchungen lehren. Fast scheint es, als ob sie durch die Ergebnisse der Embryonalentwicklung an Dermapteren und Orthopteren von Heymons (37), sowie durch die Vorgänge bei der Entwicklung des Polypoids der Ectoprocten und durch die schon früher erwähnten Entwicklungsvorgänge bei der Knospung der Tunicaten erschüttert sei. Bei der Bildung des Polypoids der Ectoprocten und bei der Entwicklung der Dermapteren und Orthopteren ist der gesammte Darmkanal, also auch der Mitteldarm, ektodermaler Natur; es fehlt somit diesen Thieren das Entoderm vollständig, während man bislang doch immer daran festhielt, dass jeder Embryo mindestens aus zwei Keimblättern, dem Ektoderm und dem Entoderm, bestehen musste. Diesen Ergebnissen, welche verschiedene Abtheilungen des Thierreichs betreffen, würden sich meine eigenen Resultate über die Regeneration von Vorder- und Enddarm der Anneliden vollständig anschließen.

Die früher angenommene Gesetzmäßigkeit, welche eine vollständige Übereinstimmung der regenerativen mit den embryonalen Bildungsvorgängen voraussetzte, ist offenbar nicht vorhanden. Es scheint, als ob die Neubildung des Vorder- und Enddarmes bei der Regeneration einfacher vom Mitteldarm selbst besorgt und desshalb dieser Weg gewählt wurde. Ohne die embryonale Bildungsweise zu wiederholen, entstehen die Organe bei der Regeneration auf möglichst zweckentsprechende Weise, um den entstandenen Defekt in kürzester Zeit zu ersetzen. Nach den bisher vorliegenden, wenn auch erst vereinzelten Angaben möchte man annehmen, dass diesen (von der Embryonalentwicklung abweichenden) Regenerationsvorgängen eine größere Verbreitung zukäme, und es wäre gewiss von Interesse, nach weiteren Fällen zu suchen.

Marburg, im Juli 1896.

Litteraturverzeichnis.

Das nachstehende Verzeichnis giebt eine möglichst vollständige Zusammenstellung der auf den behandelten Gegenstand bezüglichen Litteratur. Ich theile dieselbe mit, weil sie dem über die Regeneration von Anneliden Arbeitenden erwünscht sein dürfte und verweise außerdem auf das neuerdings gegebene ausführliche Litteraturverzeichnis Hescheler's (Nr. 36).

1. J. Albert, Über die Fortpflanzung von Haplosyllis spongicola. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. VII. p. 1—26.
2. E. A. Andrews, Bifurcated Annelids. American. Natural. Vol. XXVI. p. 725—733.
3. —— Some abnormal Annelids. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. XXXVI. p. 435—460.
4. Barfurth, Regeneration. Ergebn. der Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. I—III.
5. Baudelot, De la régénération de l'extrémité céphalique chez Lombric terrestre. Bull. d. l. Soc. des sc. nat. Strassbourg. 2. Année. 1869. p. 54—57.
6a. F. E. Beddard, Abstract of some investigations into the structure of the Oligochaet. Ann. and Mag. of Nat. Hist. (6.) Vol. VII. p. 88—96.
6b. —— A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.
7. F. J. Bell, Notice of two Lumbrici with bifid Hinder Ends. Ann. and Mag. of Nat. Hist. (5.) Vol. XVI. p. 475—477.
8. Bergh, Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
9. L. Böhmig, Microstoma papillosa. Zool. Anz. Nr. 127. 479—483.

10. Ch. Bonnet, Traité d'insectologie. II p. Paris 1745.

11. J. Bonnier, Notes sur les Annélides du Boulonnais: L'Ophryotrocha puerilis. Bull. Sc. Franc. Belg. Tome XXV. p. 198—226.

12. A. G. Bourne, Notes on the naidiform Oligochaeta and remarks upon cephalisation and gemmation. Quartern. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXXII. p. 49—88.

13. F. Braem, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha. Diese Zeitschr. Bd. LVII. p. 187—223.

14. R. Broom, Abnormal Earthworms. Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow 1889. p. 203—206.

15. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbricus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. p. 89—92.

16. —— Über anscheinend freiwillige und künstliche Theilung mit wechselnder Regeneration bei Cölenteraten, Echinodermen und Vermes. Biol. Centralbl. Bd. III. p. 14—20.

17. —— Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Lumbricus variegatus. Arch. f. Naturgesch. 49. Jahrg. p. 1—96.

18. A. Collin, Seltener Fall von Doppelbildung beim Regenwurm. Nat. Wochenschr. Bd. VI. p. 113—115.

19. C. Cori, Über Anomalie der Segmentirung bei Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. LIV. p. 569—578.

20. Dalyell, Observations on some interesting phenomena exhibited by several species of Planaria. 1874. in: Zool. Jahrb. Anat. Abth. III.

21. Ch. Darwin, Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer. 1882.

22. A. Dugès, Recherches sur la circulation la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Annal. d. sc. nat. T. XV. 1828. (Citirt nach Bülow [17].)

23. E. Ehlers, Borstenwürmer. 1864—1868.

24. —— Fortpflanzung und Knospung bei einer Annelide. Amtl. Ber. 40. Vers. Deutsch. Naturforscher 1865 (1866). p. 211—212.

25. —— Die Neubildung des Kopfes und der vorderen Körpertheile bei polychäten Anneliden. Erlangen 1870.

26. Adele Fielde, Observations on Tenacity of Life and Regeneration of excised parts in Lumbricus terrestris. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia 1885. p. 20—22.

27. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbelthieren. Kassel und Berlin 1885.

28. Fredenig, Über Autotomie der Thiere. Arch. Phys. Pflüger. Bd. L. p. 191 bis 214.

29. J. Frenzel, dessgl. p. 600—602.

30. Friedländer, Über das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Centralbl. Bd. VIII. p. 363—366.

31. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Leipzig 1875.

32. Grube, Über Lumbricus variegatus Müller's und ihm verwandte Arten. Arch. für Naturgesch. 1844. p. 206.

33. Hallez, Embryogenie des Dendrocoeles d'eau douce. Mem. Soc. Sc. Lille. (4.) T. XVI.

34. Hatschek, Beiträge zur Annelidenentwicklung. Zool. Inst. Wien. I. 1878.

35. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. p. 124.

36. Hescheler, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Diss. Jena 1896.
37. Heymons, Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
38. R. Horst, Allolobophora longa mit zwei Schwanzenden. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. 2. 3. Deel. p. 15.
39. —— Zur Regenerationslitteratur. Zool. Anz. 9. Jahrg. p. 50.
40. —— On a specimen of Lumbricus terrestris with bifurcated tail. Notes. Leyden Mus. Vol. VIII. p. 42.
41. —— Over het herstellingsvermögen van Lumbricus. Tijd. Ned. Dierk. Ver. (2.) 1 Deel. Versl. p. 32.
42. —— Het herstellingsvermögen der Dieren. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. 6. Deel. p. 35—55.
43. Hubrecht, The Relation of the Nemertea to the Vertebrata. Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. XXVII. p. 605.
44. Isao Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. XL. p. 449.
45. Joyeux-Laffuie, Étude monographique des Chétoptères. Arch. Zool. exp. (2.) Tome VIII. p. 245—260.
46. Kallstenius, Eine neue Art der Oligochätengattung Amphichaeta Tauber. Verh. Biol. Ver. Stockholm. Bd. IV. p. 42—55.
47. Keller, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissensch. Jena. Bd. XXVIII. 4. Heft. p. 370.
48. J. v. Kennel, Über Theilung und Knospung der Thiere. Festrede. Dorpat 1888.
49. —— Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. III. p. 447—486.
50. —— Über Ctenodrilus pardalis. Arbeiten a. d. Zool. Inst. Würzburg. V. p. 414.
51. Kleinenberg, Sul origine del sistemo nervoso centrale degli Annelidi. Mem. Reale Accad. dei Lincei. (5.) Vol. X. 1880—1881. (Citirt nach Bülow [15].)
52. Korschelt, Ophryotrocha puerilis. Diese Zeitschr. Bd. LVII. p. 224—289.
53. —— und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.
54. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.
55. A. Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Monographie.
56. —— Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolypen. Diese Zeitschr. Bd. LIV. p. 366.
57. —— Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere. Jena 1888.
58. Lehnert, Beobachtungen an Landplanarien. Arch. f. Naturgesch. 57. Jahrg. p. 306—350.
59. V. Lemoine, De la section spontanée et artificielle de l'Enchytraeus albidus. C. R. 13. Sess. Ass. Franc. Sc. p. 323.
60. Jul. Leo, De structura Lumbrici terrestris. Diss. Königsberg 1820.
61. Loeb, Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. II. 2. Heft.
62. A. Malaquin, Recherches sur les Syllidiens. Anatomie, Morphologie, Reproduction. Mem. Sc. Arts. Lille. p. 477.

63. A. Malaquin, Sur la réproduction des Autolyteae. Revue Biol. Lille. 3 année. p. 172—183.

64. C. Mayer, Reproduktionsvermögen und Anatomie der Naiden. Verh. des nat. Vereins preuß. Rheinlande. 16. Jahrg. p. 43—51.

65. —— Reproduktionsvermögen der Naiden. Froriep's Notizen. 1859. II. p. 216.

66. T. H. Morgan, Spiral modification of metamerism. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892. p. 245.

67. —— A study of metamerism. Journ. of microsc. Sc. Vol. XXXVII. 1895. p. 395.

68. Carl F. A. Morren, De historia naturali Lumbrici terrestris. Annales Academiae Gandavensis 1829.

69. O. F. Müller, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.

70. Müller, Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1. Heft.

71. G. Newport, On the reproduction of lost parts in Earthworms. Proc. Linn. Soc. II. 1855. p. 256.

72. Harvey Ott, A study of Stenostoma leucops. Journ. of Morph. Boston. Vol. VII. p. 264—304.

73. Sophie Pereyaslawzewa, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Nachr. Neuruss. Naturf. Ges. Odessa. Bd. XVII. 1892. p. 303.

74. Edm. Perrier, Sur la réproduction scissipare des Naïdiens. Compt. Rend. T. LXX. 1870. p. 1304—1306.

75. A. de Quatrefages, Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Paris 1865. T. I.

76. H. Randolph, The regeneration of the Tail in Lumbriculus. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892. p. 317—344.

77. Repiachoff, Zur Entwicklungsgeschichte von Polydorus flavocapitanus. Zool. Anz. 4. Jahrg. 1881. p. 518—520.

78. Rosa, Revisione dei Lumbricidi. Mem. Acad. Torino. Bd. XVIII. p. 399—476.

79. L. Roule, Sur la formation des feuillets blastodermiques chez un Annélide polychète. Compt. Rend. T. CV. p. 236—237.

80. —— Sur la formation des feuillets blastodermiques chez un Oligochète. Compt. Rend. T. CVI. p. 1811—1873.

81. San Giovanni, Über die Reproduktion des Regenwurms. Froriep's Notizen. VII. 1824. p. 230—231.

82. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Arch. Biol. XVI. p. 1—64.

83. Saint-Joseph, Sur la croissance asymétrique chez les Annélides polychaetes. Compt. Rend. T. CXV. p. 887—890.

84. Semper, Arbeiten aus dem Würzburger Institut. II, III, IV.

85. F. Schmidt, Doppelmissbildung bei Lumbriciden. Sitzungsber. Nat. Ges. Dorpat. Bd. VIII. p. 146—147.

86. Max Schultze, Über Fortpflanzung und Theilung bei Naïs proboscidea. Wiegmann's Archiv f. Naturgesch. 1849. Bd. I. 15. Jahrg. p. 293—304.

87. —— Noch ein Wort über ungeschlechtliche Vermehrung von Naïs proboscidea. Archiv f. Naturgesch. 18. Jahrg. 1852.

88. VEJDOVSKÝ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 3. u. 4. Heft. Prag 1888—1892.
89. —— System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
90. C. VOGT, Vorlesungen über schädliche und nützliche Thiere. Leipzig 1864. p. 91.
91. FR. V. WAGNER, Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl. Bd. XIII. p. 287—296.
92. —— Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. p. 349—423.
93. WEISMANN, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
94. WILLIAMS, Report of the British Annelids. Rep. of the British Association for 1851. p. 247.
95. E. B. WILSON, The origin of the mesoblast bands in Annelids. Journ. Morphol. Boston. Vol. IV. p. 205—219.
96. —— The Germbands of Lumbricus. Journ. Morph. Vol. I. p. 183—192.
97. —— The Embryologie of the Earthworms. Journ. Morph. Boston. Vol. III. p. 387—462.
98. v. WISTINGHAUSEN, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. p. 41.
99. WOLFF, Regeneration der Urodelenlinse. Archiv für Entwicklungsmech. Bd. I. 3. Heft.
100. ZACHARIAS, Über Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süßwasserplanarien. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. p. 271—276.
101. GRAF ZEPPELIN, Über Bau und Theilungsvorgänge bei Ctenodrilus monostylos. Zool. Anz. VI. p. 44.
102. ZIEGLER u. VOM RATH, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XI. p. 744—757.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

a, After;
bg, Bauchganglienkette;
bl.s, Blutsinus;
chlg, Chloragogenzellen;
ep, Körperepithel;
m, Mund;
md, Mitteldarm;
mes, Mesenchymgewebe;
mu, Muskulatur;
n, Neoblasten;
o.sg, oberes Schlundganglion;
ph, Pharynx.

Alle Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparate entworfen.

Tafel XII.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha in einem Alter von 40 Stunden nach der Operation. Die Wunde ist vollständig verschlossen, das Körperepithel *ep* überzieht gleichmäßig das Hinterende. Der Mitteldarm *md* reicht mit seinem geschlossenen und verjüngten Ende bis dicht an das Epithel. Im Darm befindet sich Inhalt. Vergr. Oc. 2, Obj. C. ZEISS.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha, 90 Stunden nach der Operation. Das Körperepithel *ep* ist an dem Hinterende zu einem schmalen, feinen Saum ausgezogen, in dem noch einzelne Kerne liegen. Der Mitteldarm *md* grenzt unmittelbar an das Epithel. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha, 123 Stunden nach der Operation. Der After *a* ist schon vollständig neu gebildet und wie jeder normale beschaffen. Die Darmwandungen *md* ziehen jederseits etwas nach außen dem Epithel *ep* entgegen, welches in der Cirkumferenz des Afters *a* eine kleine Einziehung erkennen lässt. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Hinterende von Ophryotrocha, 35 Stunden nach der Operation. Der Mitteldarm *md* hat das Köperepithel *ep* durchbrochen, und seine Wände haben sich jederseits um die Körperwände *ep* nach außen geschlagen. Das Lumen des Mitteldarmes ist in der Mitte unterbrochen, indem hier ein Theil der unteren Darmwand durch den Schnitt mitgetroffen ist. Vergr. Oc. 2, Obj. C. Zeiss.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, 18 Stunden alt. Das Körperepithel *ep* überzieht gleichmäßig das Hinterende, seine Zellen sind etwas abgeplattet. Der Mitteldarm *md* zieht bis dicht an das Körperepithel, seine Zellen sind im hintersten Theile auch viel flacher. Die Bauchganglienkette *bg* tritt nicht ganz ans Ektoderm heran. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, 40 Stunden alt. Der Mitteldarm *md* hat knospenförmig das Körperepithel *ep* durchbrochen und so einen neuen After *a* gebildet. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, 11 Tage nach der Operation (im Herbst regenerirt, daher die lange Zeitdauer). Der After *a* gleicht vollständig einem normalen. Körper und Darmepithel gehen im After in einander über. Vergr. Oc. 2, Obj. E. Zeiss.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Naïs, vier Tage alt. Das Körperepithel *ep* ist an dem Vorderende um das Zwei- bis Dreifache verdickt, Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Der Mitteldarm *md* schiebt sich mit seiner abgerundeten Spitze bis in das Körperepithel hinein, die Zellkerne desselben zur Seite schiebend. In dem etwas verdickten Vorderende Andeutung einer Höhlung. Die Bauchganglienkette *bg* zieht als schmaler Streifen ziemlich weit nach vorn. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Naïs, vier Tage alt. Der Mitteldarm *md* hat hier mit schmaler Spitze das Körperepithel *ep* durchbohrt und einen neuen Mund *m* gebildet. Der Pharynx *ph* ist schon angelegt und ziemlich entwickelt; Zellen zeigen Kerntheilungsfiguren. Die Bauchganglienkette *bg* zieht bis an den Mitteldarm; das obere Schlundganglion *o.sg* ist schon entwickelt. Vergr. Oc. 2, Obj. E. Zeiss.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Naïs, 16 Tage alt (Herbstregeneration). Mund *m* und Pharynx *ph* schon vollständig ausgebildet. Grenze zwischen Körper- und Darmepithel bei *m* deutlich sichtbar. Nervensystem *bg* und *o.sg* vollständig ausgebildet. Vergr. Oc. 2, Obj. D. Zeiss.

Tafel XIII.

Fig. 11 zeigt einen Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Naïs, einen Tag alt. Der Mitteldarm *md* endigt geschlossen. Das Körperepithel *ep* überzieht schon gleichmäßig das Körperende. Im Mesenchymgewebe *mes* zahlreiche Neoblasten *n*, ferner spindelförmige Zellen mit Fortsätzen und große rundliche

Zellen mit körnigem Protoplasma. Bauchganglienkette *bg* endigt abgerundet. Vergr. Oc. 2, Obj. E. ZEISS.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von Lumbricus, 39 Tage alt. Der Mitteldarm *md* hat soeben das Körperepithel *ep* durchbrochen und einen neuen Mund *m* gebildet. Die Darmwände ragen noch etwas über das Niveau hinaus. Das Körperepithel ist mit dem Darmepithel in Verschmelzung begriffen. Das Mesenchymgewebe *mes* mit seinem Maschensystem und Zellen zumal an der ventralen Seite deutlich. Ventral ist auch ein größerer Blutsinus *bl.s* mit einer körnigen Masse angefüllt, angeschnitten worden. Vergr. Oc. 2, Obj. D. ZEISS.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch das Vorderende desselben Wurmes wie Fig. 12. Man sieht, wie ein zweites Divertikel des Mitteldarmes *md* sich nach vorn zu bis dicht an das Körperepithel *ep* erstreckt, welches gleichmäßig die neue Knospe überzieht. Das Mesenchymgewebe *mes* zeigt an der ventralen Seite ein deutliches Maschenwerk, während es dorsal ein dichteres Gefüge darstellt. Die Anlage der Muskulatur *mu* ist auf der ventralen Seite durch zwei Reihen spindelförmiger Zellen angedeutet. Vergr. Oc. 2, Obj. C. ZEISS.

Fig. 14. Ziemlich oberflächlicher Sagittalschnitt durch das Vorderende einer Nais, 12 Stunden nach der Operation. Die zahlreichen Neoblasten *n* füllen beinahe den ganzen Raum der jungen Knospe, sie erstreckt sich bis weit nach oben, dicht unter der Muskulatur *mu* des ursprünglichen Thieres gelegen. Vergr. Oc. 2, Obj. E. ZEISS.

Tafel XIV.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Lumbricus, drei Tage nach der Operation. Das Körperepithel *ep* überzieht das Hinterende, seine Zellen sind etwas flacher. Der Mitteldarm *md* ist an seinem Ende geschlossen und von dem Epithel *ep* durch eine schmale Schicht Mesenchymgewebe *mes* getrennt. Am hinteren Ende des Mitteldarmes *md* bilden sich scheinbar zwei Divertikel, welche gegen das Epithel hinziehen werden. Vergr. Oc. 2, Obj. C. ZEISS.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch ein Hinterende von Lumbricus, drei Tage alt. Der Schnitt zeigt zwei Divertikel vom Mitteldarm *md*, von denen das ventrale mit seiner Spitze noch etwas vom Körperepithel *ep* entfernt ist, während das dorsale schon einen neuen After *a* gebildet hat. Die Muskulatur *mu* hört abgerundet im Niveau der Schnittstelle auf. Vergr. Oc. 2, Obj. C. ZEISS.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch ein Hinterende desselben Wurmes, um das Verhalten des Körper- und Darmepithels am After zu zeigen. Es ist nur die untere Wand des Afters und Enddarmes gezeichnet worden, weil die obere Wand an der betreffenden Stelle etwas zerrissen war. Die langen Darmepithelien mit dunklem Kerm *md* ziehen über den Rand des Afters *a* noch etwas nach außen, um sich mit dem Körperepithel *ep* zu verbinden, dessen junge Zellen breiter und kürzer sind und große helle Kerne mit Kernkörperchen zeigen. Die Muskulatur *mu* endigt abgerundet. Vergr. Oc. 2, Obj. D. ZEISS.

Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren.

Von

A. Goette

(Straßburg).

Mit Tafel XV—XVII und 10 Figuren im Text.

Vor circa zwei Jahren publicirte ich eine vorläufige Mittheilung über dieses Thema (12); durch einige inzwischen angestellte Nachuntersuchungen glaube ich den Gegenstand nunmehr zu einem gewissen Abschluss gebracht zu haben.

Meine Befunde beziehen sich wesentlich auf die Saurier; sie zeigen sich aber bei keiner der untersuchten Gattungen in allen Stücken gleich scharf und charakteristisch, so dass die verschiedenen Formen sich gegenseitig ergänzen müssen. Den Ausgangspunkt und die Grundlage meiner Untersuchungen bildeten Lacerta viridis und Lacerta agilis und andererseits Anguis fragilis. Das Alter der untersuchten Föten lässt sich bei der lebendig gebärenden Blindschleiche überhaupt nicht und selbst bei den Lacerten nicht genau angeben; doch ist dies von geringer Bedeutung, weil die Entwicklung nicht in allen Eiern einer Brut in gleichem Tempo verläuft. Auch genügte für meinen Zweck die Unterscheidung weniger größerer Entwicklungsperioden, nämlich von der ersten Anlage der Wirbel bis zum Beginn ihrer Verknöcherung, dann im Anfange und im weiteren Verlauf der letzteren, woran sich die Zustände der Wirbelsäule kurz vor und bald nach dem Ausschlüpfen der Jungen anschließen.

Von anderen Sauriern wurden noch untersucht: Ameiva vulgaris, Pseudopus pallasii, Tarentula mauretanica, Platydactylus guttatus, Hatteria punctata. Im Anschluss an die Darstellung der Wirbelbildung der Saurier werde ich Einiges über ähnliche Bildungen bei anderen Wirbelthieren anführen.

Der Wirbelbau bei Lacerta und Anguis.

1. Die Wirbelkörper.

Wie ich schon in früheren Arbeiten auseinander gesetzt habe (13, p. 483, 13a, p. 123) — was seitdem auch von anderer Seite aufgenommen ist —, unterscheide ich an dem sich entwickelnden Wirbel den primären Wirbelkörper und die ganzen ursprünglichen Wirbelbögen. Die erste Anlage der primären Wirbelkörper ist eine durch die ganze Länge des Rumpfes und des Schwanzes ununterbrochen fortlaufende Bildung und besteht aus der ganzen Chorda und der sie in Gestalt eines Hohlcylinders einschließenden zelligen Perichordalschicht[1]. Während sich die letztere in die einzelnen primären Wirbelkörper gliedert, legen sich die Basen der oberen, bez. auch der unteren Wirbelkörper an die Wirbelkörper an und umgreifen sie mehr oder weniger von den Seiten her. Diese beiderlei Wirbelelemente sind Anfangs deutlich von einander abgesetzt; in vorgerückten Entwicklungsperioden gleichen sich aber ihre geweblichen Unterschiede und die Konturgrenzen vollständig aus, so dass sie nicht mehr aus einander zu halten sind und man die Grenzen von Wirbelkörper und Bögen dort annimmt, wo die letzteren jenseits ihrer ursprünglichen Basen aufzusteigen beginnen. Mit anderen Worten: das was man am fertig entwickelten Thier den Wirbelkörper nennt, besteht aus dem primären Wirbelkörper und den Wirbelbogenbasen, wesshalb ich ihn zum Unterschied von dem primären den sekundären Wirbelkörper genannt habe.

Genau dieselben Entwicklungserscheinungen trifft man auch bei den Sauriern; und mancher Irrthum hinsichtlich ihres Wirbelbaues ist darauf zurückzuführen, dass der Unterschied und die Bedeutung der primären und sekundären Wirbelkörper übersehen wurden.

Die Sonderung der primären Wirbelkörper unserer Saurier beginnt schon sehr frühe, indem die Perichordalschicht, sobald sie deutlich hervortritt, in der Mitte jedes künftigen Wirbels sehr dünn bleibt, aber davor und dahinter, also gegen seine Enden bedeutend anschwillt und sich verdichtet, dunkler wird (Fig. 1). Diese Anschwellungen, in denen die Enden der auf einander folgenden Wirbelkörper noch ungesondert vereinigt sind, schnüren die Chorda nach innen noch gar nicht ein[1], sondern treten bloß nach außen hervor, so dass jeder Wirbelkörper, den man sich innerhalb jener indifferenten Anschwellungen von den übrigen abgetrennt denkt, mit seiner von einem Ende zum anderen ausgeschweiften Oberfläche einer Fadenrolle gleicht, deren gleichmäßig cylindrischer Kanal den von der Chorda eingenommenen Raum darstellt.

---

[1] Ich ersetze dadurch den früher von mir gebrauchten Namen »äußere oder zellige Chordascheide«, um die Bezeichnung »Chordascheide« ausschließlich für die cuticulare Absonderung der Chorda zu reserviren.

Gleichzeitig lagern sich die Basen der oberen Wirbelbögen seitlich in die vertebrale Einsenkung der Oberfläche des primären Wirbelkörpers und füllen sie beinahe in ihrer ganzen Länge aus (vgl. Fig. 18, 33); dies hindert aber nicht, seine beschriebene Gestalt, sei es in Mediandurchschnitten oder in tieferen Frontaldurchschnitten, unterhalb der Bogenbasen, unmittelbar zu erkennen[2], oder aus Querdurchschnitten zu konstruiren. In den letzteren zeigt sich die gewebliche Trennung der primären Wirbelkörper und der Wirbelbogenbasen sehr deutlich schon zu einer Zeit, wann alle Theile noch aus einem indifferenten Bildungsgewebe bestehen. Die Perichordalschicht setzt sich nämlich aus spindelförmigen Zellen mit entsprechend verlängerten Kernen zusammen, welche Zellen die Chorda in Querebenen umspinnen und dabei sogar abgeplattet sein können; die Zellen und Kerne der Wirbelbögen sind dagegen annähernd kugelig (Fig. 3, 11). So prägnant nun diese Merkmale beide Massen in Querdurchschnitten unterscheiden, so ergiebt sich doch aus der koncentrischen Lagerung der Perichordalzellen, dass sie in Längsdurchschnitten der ganzen Wirbelkörper ebenfalls rundlich aussehen und unter diesen Umständen der primäre Wirbelkörper von den Bogenbasen, wo sie mit in den Schnitt fallen, nicht deutlich abgegrenzt erscheint (s. vorige Anmerkung). Geht man freilich mit den Frontaldurchschnitten bis unter die Chorda, so präsentirt sich die Querstellung der Perichordalzellen in recht weiter Ausdehnung (Fig. 2).

Übrigens gesellt sich in den Querdurchschnitten zu dem geweblichen Unterschied beider Wirbelelemente noch ein anderes Grenzmerkmal: der Kontur der Bögen geht in den meisten vertebralen

---

[1] Bei genauer Prüfung lässt sich sogar im Gegentheil feststellen, dass die Chorda innerhalb jener Anschwellungen Anfangs und für eine kurze Zeit ein wenig breiter ist als in der Wirbelmitte.

[2] Freilich ist dabei zu beachten, dass die Wirbelbogenbasen vom Kopf bis in die Schwanzregion den primären Wirbelkörper seitlich beinahe in seiner ganzen Höhe einfassen und erst weiter rückwärts sich so weit erheben, dass sie einen ansehnlichen Theil seiner Seiten frei lassen (Fig. 3, 13—15, 18). Einwandfreie Frontaldurchschnitte der primären Wirbelkörper erhält man daher nur im Schwanz.

Abschnitten nicht unmerklich in denjenigen der primären Wirbelkörper über, wie es der Fall sein müsste, wenn die Perichordalschicht nach Ansicht mancher Beobachter nur eine Ausbreitung der Bogenbasen wäre; sondern er ist unter einem mehr oder weniger scharfen Winkel an jener Schicht, bez. von dem primären Wirbelkörper abgesetzt (Fig. 13, 14). Die auf diese Weise entstehenden Grenzfurchen erhalten sich länger als die geweblichen Unterschiede und bei einigen später zu beschreibenden Sauriern, deren Wirbelbau unzweifelhaft ursprünglicher ist als bei Lacerta und Anguis, sogar zeitlebens (Hatteria, Ascalabotae, s. Textfigur 3), — ein sicheres Zeichen, dass das fragliche Grenzmerkmal keine zufällige Erscheinung ist, sondern eine frühere Entwicklungsstufe in der stammesgeschichtlichen Wirbelbildung bezeichnet.

Der Kontur des Querdurchschnittes der primären Wirbelkörper ist bei Lacerta und bei Anguis nicht ganz gleich, indem die Chorda und die Perichordalschicht der Blindschleiche durchweg quer elliptisch sind (Fig. 15), bei Lacerta dagegen vertebral regelmäßig cylindrisch, intervertebral an der Oberseite abgeplattet (Fig. 11—14) Diese Verbreiterung und Abplattung der intervertebralen Abschnitte von Lacerta, die sich später wieder ausgleicht, nimmt in den nächstfolgenden Perioden sogar erheblich zu, und zwar im Zusammenhang mit der besonderen Entwicklung jener Abschnitte, die sich alsbald gegen die eigentlichen Wirbelkörper abgrenzen und eine gewisse Selbständigkeit erlangen.

Die erste Sonderung dieser Intervertebralringe fällt noch vor die Zeit, wann sich die ersten Spuren intervertebraler Einschnürungen der Chorda zeigen, und ist dadurch gekennzeichnet, dass in der Mitte jener Anschwellungen jederseits eine querverlaufende Rinne erscheint, die die auf einander folgenden Wirbelkörper trennt (Fig. 1, 4). In ihrem Bereich entwickelt sich der Intervertebralring. Die perichordalen Spindelzellen, die gegen die wulstigen Enden der primären Wirbelkörper dichter liegen und länger geworden sind, und dadurch dieser Grenzzone ein dunkleres Aussehen verleihen, finden sich auch im Intervertebralring; daneben sieht man aber auf Frontaldurchschnitten sehr bald längere Faserzellen in der Richtung von vorn nach hinten im Boden der Rinne verlaufen. Diese Längsfasern reichen in den jüngsten Stadien des Intervertebralringes bis nahe an die Chorda; und ich habe einigen Grund zur Annahme, dass sie ursprünglich den ganzen Intervertebralring bis zur Chorda durchzogen und ihm so den Charakter eines Intervertebralligamentes verliehen.

In den mir vorliegenden Schnitten von Lacerta ist aber die innerste Schicht des Intervertebralringes faserfrei und heller als die Umgebung, also immerhin eben so gut von ihr zu unterscheiden wie die faserige Außenzone. Dadurch lässt sich feststellen, dass der Intervertebralring in seiner ersten Anlage eine Form hat, die nach den Befunden bei Hatteria und den Ascalaboten (Fig. 25, 26, 28) als eine ursprüngliche bezeichnet werden muss: er sinkt außen zwischen den Wirbelkörperenden rinnenförmig ein, erfährt dann einwärts durch ihre wulstigen Ränder eine Verschmälerung in der Richtung von vorn nach hinten, um in der Tiefe, im Bereich der hellen Zone, sich wieder zu verbreitern, indem er sich unter jene Ränder vorschiebt. Die primären Wirbelkörper erscheinen dadurch gewissermaßen bikonkav, so dass aber nicht sowohl die intervertebral bereits verengte Chorda, als vielmehr die innerste Zone des Intervertebralringes die trichterförmigen Erweiterungen des eigentlichen Wirbelkörpers ausfüllt.

Übrigens sind die Intervertebralringe von Lacerta bis in die Schwanzregion hinein ein wenig nach hinten ausgebogen, und an ihren dorsalen und ventralen Abschnitten sind die beschriebenen Eigenthümlichkeiten theils weniger deutlich und theils gar nicht vorhanden. An der dorsalen Seite ist dies die natürliche Folge der angegebenen Abplattung, wesshalb der Intervertebralring dort überhaupt nicht unter das Niveau der anstoßenden Wirbelkörperränder sinkt. Auch ventral habe ich die Furche nicht gesehen; doch kann dies auf einem Übersehen des betreffenden Entwicklungsstadiums beruhen, denn sie ist auch an den Seiten trotz ihrer scharfen Ausprägung nur von kurzer Dauer.

Diese Bildung der Intervertebralringe habe ich bei Anguis nicht mit gleicher Bestimmtheit erkannt, aber auch nichts positiv Abweichendes gefunden, indem bloß die beschriebenen histiologischen Sonderungen indifferenter erscheinen.

Sehr bald wird die intervertebrale Rinne von einem hellen Wulst ausgefüllt, der sich in Folge seiner lockeren, bindegewebigen, faserigen Beschaffenheit von dem ursprünglichen Intervertebralring, und wegen des koncentrischen Verlaufes seiner Fasern auch von dem umgebenden Bindegewebe deutlich abgrenzt (Fig. 5). Trotzdem ist es nicht zu verkennen, dass er aus einer sekundären Anpassung eben dieses Bindegewebes an den rinnenförmig eingesunkenen Intervertebralring und nicht aus einer plötzlichen Anschwellung dieses letzteren selbst hervorgeht. Denn mit seinem vorderen und hinteren Rand, wo seine äußeren und inneren konvexen Schichten konvergiren, läuft er nicht in die Oberfläche der primären Wirbelkörper, sondern über sie hinaus in die deutlich davon getrennte Periostschicht aus. Man kann ihn daher als einen intervertebral verdickten Abschnitt des Periosts auffassen, der sich dem Intervertebralring anschließt und endlich größtentheils ihm einverleibt wird (s. u.). Im Schwanz ist dieser Außenwulst nur an den Seiten zu erkennen (Fig. 11); dorsal hindert die angegebene Abplattung und ventral das untere Bogenpaar seine Entwicklung. In der Halsgegend, wo diese Einflüsse zurücktreten, zeigt sich der Außenwulst als eine unzweifelhaft ringförmige Bildung (Fig. 12).

Eine zweite gleichzeitige Veränderung am Intervertebralring besteht darin, dass seine helle Innenzone sich aus dem Bereich der primären Wirbelkörper zurückzieht und sich auf Kosten der längsgefaserten Schicht nach außen hin verdickt; ihr Durchschnitt, früher plan-konvex im Sinne eines Fingerringes, wird daher nunmehr kreisförmig (Fig. 4, 5). Dem entsprechend sind die centralen Theile der Wirbelkörperenden vorgewachsen und haben die oben beschriebene Bikonkavität beseitigt; die hinteren Wirbelenden sind sogar konvex geworden, die vorderen im Rumpf und im Anfang des Schwanzes schwach konkav, im übrigen Schwanz ziemlich eben. Die zwischenliegenden Intervertebralringe haben in Folge dessen eine gleichmäßigere Dicke in der Längsrichtung der Wirbelsäule gewonnen.

Die weitere Umbildung des Intervertebralringes erfolgt hauptsächlich durch eine Veränderung seines Gewebes. Während die longitudinalen Fasern allmählich verschwinden, runden sich seine Zellen ab und passen sich denen des anstoßenden vorderen Wirbels an, so dass ihre frühere Abgrenzung gegen einander zuletzt ganz aufhört (Fig. 6, 7). Noch auffälliger ist dieselbe Anpassung des Außenwulstes, der dadurch zuerst mit dem vorausgehenden Wirbelkörper und später mit dem Intervertebralring verschmilzt; gegen den folgenden Wirbelkörper bleiben aber Intervertebralring und Außenwulst durch eine dünne konvex-konkave Lage länglicher, quergestellter Zellen gesondert (Fig. 7). Auch an der Außenseite entwickelt sich eine scharfe Grenze zwischen dem neuen, erweiterten Intervertebralring und dem folgenden Wirbelkörper in Form einer Rinne, in der das frühere lockere Gewebe des Außenwulstes unverändert blieb. Eine ähnliche, aber viel flachere Rinne befindet sich auch an der vorderen Grenze des früheren Außenwulstes und dient noch längere Zeit dazu, die Lage der ursprünglichen intervertebralen Theile zu bestimmen.

Unterdessen hat die noch zu beschreibende Verkalkung der primären Wirbelkörper begonnen, die von deren Mitte aus nach den Enden fortschreitet; am hinteren Ende erreicht sie alsbald die Grenze des Intervertebralringes, am vorderen Ende macht sie aber in einem gewissen Abstande von dem Intervertebralringe Halt, worauf das davorliegende Endstück des Wirbelkörpers sich in dasselbe knorpelähnliche, an den Rändern weichere und dunklere Gewebe verwandelt, wie es der Intervertebralring aufweist. In Folge dessen zeigen die Föten mittleren Alters (Fig. 7) zwischen den verkalkenden mittleren Abschnitten je zweier auf einander folgender Wirbelkörper eine durchweg gleichartige, knorpelähnliche Verbindungsmasse derselben, die durch eine zellige quere Scheidewand in zwei an einander geschlossene wulstige Ringe getheilt ist: 1) einen vorderen, der aus der Verbindung des ursprünglichen Intervertebralringes mit dem größten Theil des Außenwulstes hervorgegangen ist und durch fortschreitende Verschmelzung mit dem anderen Wirbelkörper zu dessen hinterem Gelenkkopf wird, und 2) einen hinteren Ring, der als das ursprüngliche Vorderende seines Wirbelkörpers zu dessen Gelenkpfanne wird. Die Gelenkpfanne wird später namentlich bei Anguis noch dadurch vergrößert, dass die erwähnten Reste des Außenwulstes sich ihrem Rande anschließen und ebenfalls verknorpeln, wodurch auch die Außenfläche des Gelenkkopfes von der Gelenkpfanne überdeckt wird (Fig. 16). Die Scheidewand zwischen diesen beiden Theilen erhält sich bei Lacerta noch bis nach dem Ausschlüpfen der Jungen; dagegen zeigt sich schon bei mittelgroßen Föten von Anguis ein feiner Spalt in jener Scheidewand, die spätere Gelenkhöhle, die beide Wirbelkörper definitiv und vollständig trennt[1].

Solche unverkennbare intervertebrale Gelenkanlagen veranlassten Gegenbaur, der den Aufbau der Saurierwirbel zuerst eingehend schilderte (10), den Zwischenraum zwischen den verkalkenden Abschnitten zweier Wirbelkörper als »Intervertebralknorpel« zu bezeichnen, aus dessen Quertheilung Gelenkkopf und Gelenkpfanne hervorgingen. Die viel weiter zurückliegenden Stufen haben uns aber gezeigt, dass dieser Intervertebralknorpel weder eine einheitliche noch eine ursprüngliche Bildung ist und daher einen besonderen

---

[1] Im hinteren Theil des Schwanzes sind beide Gelenkenden mehr oder weniger eben begrenzt; dort unterbleibt auch die eben beschriebene Vergrößerung der Gelenkfläche und die Spaltbildung. — Leydig's Angabe (16, p. 55), dass die letzten Schwanzwirbel von Lacerta amphicöl seien, ist mir unerklärlich; ich finde dort und bei Anguis (gegen J. Müller) dieselbe Gelenkbildung wie an den vorausgehenden Wirbeln.

Namen gar nicht beanspruchen kann. Die älteste intervertebrale Bildung ist vielmehr der faserige Intervertebralring, der bei den Vorfahren unserer heutigen Lacertiden und nächstverwandten Saurier als Intervertebralligament diente, und darauf unter entsprechender Form- und Gewebsveränderung mit dem vorausgehenden Wirbelkörper als dessen Gelenkkopf verschmolz, während die sich von ihm allmählich trennende Gelenkpfanne aus dem folgenden ursprünglichen Wirbelkörper hervorgeht.

Gegenüber der Vorstellung von dem Intervertebralknorpel, der angeblich nur der unverkalkte Rest eines kontinuirlichen perichordalen Knorpelrohres wäre, jedoch bei dem successiven Fortschritt der Verkalkung von der Mitte zu den Enden der Wirbel überhaupt keine bestimmten Grenzen haben kann, unterscheidet sich die von mir nachgewiesene Entwicklung der intervertebralen Theile auch dadurch, dass die Sonderung und Trennung der Wirbelkörper nicht erst durch die Gelenkbildung herbeigeführt wird, sondern von vorn herein angelegt ist, im Zusammenhang mit der ursprünglichen Sonderung des Intervertebralringes. Seine spätere Verschmelzung mit einem der beiden Wirbelkörper hebt aber jene Trennung nicht auf, die ja in der Gelenkspalte fortdauert, sondern beseitigt nur eine besondere intervertebrale Bildung.

Der Umstand, dass Gegenbaur seine Untersuchungen an jenen späten Entwicklungsstadien begann, beeinflusste auch seine Vorstellung von den Beziehungen der Wirbelkörper und Wirbelbögen, die nach ihm in ungesondertem Zusammenhang angelegt würden und sich alsdann einheitlich in Knorpel und Knochen verwandelten. Dieser Ansicht schloss sich neuerdings auch Corning an (5); denn obwohl er von einer »äußeren Chordascheide« (Perichordalschicht) spricht, lässt er sie doch noch vor der Sonderung der Wirbelkörper, also schon in ihrer ersten Anlage mit den Wirbelbögen verschmelzen. Noch weiter ging Ebner (8), der nicht nur eine selbständige Anlage beider Wirbelelemente leugnet, sondern die Wirbelkörper geradezu aus zwei getrennten lateralen Knorpelstücken, d. h. nach seinen Abbildungen aus den Bogenbasen hervorgehen lässt. — Wie ich zeigte, unterscheidet sich aber im ersten Anfange der Wirbelbildung die Perichordalschicht der primären Wirbelkörper durch ihre koncentrisch um die Chorda gelagerten Spindelzellen sehr deutlich von den anliegenden Bogenbasen mit ihren runden Zellen; und wenn sich diese Sonderung später verwischt, so geschieht es doch keineswegs durch eine in allen Theilen gleiche Gewebsmetamorphose, ganz abgesehen davon, dass die oben (p. 346) erwähnten Grenzrinnen zwischen Körper und Bögen noch lange und bisweilen dauernd ihre ursprüngliche Sonderung kennzeichnen.

Die erste gewebliche Veränderung in den primären Wirbelkörpern geht Hand in Hand mit ihrem Wachsthum, wobei neben ihrer ansehnlichen Verlängerung und der Verdickung ihrer Enden merkwürdigerweise eine, Anfangs selbst absolute Verdünnung des Mittelstückes einhergeht, weil die Perichordalzellen dort sich aus der mehrfachen Schichtung bis zu einer oder zwei Lagen aus einander ziehen und so offenbar zum Längswachsthum des Wirbels beitragen, das man sonst nur von den Enden ausgehen ließ (Fig. 1, 4, 6, 7). Während dieser Veränderung behalten die Zellen in der nächsten Umgebung der Chorda, also an jenem dünnen Mittelstück, durchweg ihre gestreckte Form und koncentrische Lagerung; wo sie aber bei der zunehmenden Verdickung der Perichordalschicht gegen die Wirbelenden hin sich von der Chorda entfernen, passen sie sich allmählich den Zellen der Wirbelbogenbasen an und werden ebenfalls rund. Dann beginnt in der Wirbelmitte eine Aufhellung und Vergrößerung der Zellen, die in Folge dessen sich gegenseitig abplatten, polygonal werden; diese Veränderung setzt sich allmählich gegen die Wirbelenden und in die Wirbelbögen fort. An den Enden selbst, nämlich vorn an der Gelenkpfanne und hinten an der Grenze gegen den künftigen Gelenkkopf, sowie in einem kurzen Stück der Bögen nach außen von ihren Basen entsteht durch die Ansammlung einer mehr oder weniger reichlichen Grundsubstanz, die sich allmählich aufhellt und schwächer färbt, ein wirklicher Hyalinknorpel (Fig. 8, 9, 13—15). Vertebralwärts davon erreicht aber das Gewebe der primären Wirbelkörper und der Bogenbasen niemals dasselbe Knorpelstadium, da es von der Wirbelmitte aus, wo die großen und polygonalen hellen Zellen sich zuerst zeigten, alsbald zu verkalken beginnt. Zuerst erscheint eine periostale Knochenlamelle über und unter dem primären Wirbelkörper und den ihn seitlich fortsetzenden Bogenbasen, und in der Längsrichtung von der Gelenkpfanne bis an den Gelenkkopf (Fig. 7, 13); dann verkalkt die vorher kaum sichtbare, netzartig dünne Grundsubstanz zwischen den Zellen, worauf dieses Gewebe an einzelnen Stellen zu einer breiigen Masse einzuschmelzen beginnt und so die Bildung des Knochenmarkes einleitet (Fig. 10, 16). Nur in der Mitte des Wirbels fließt der Periostknochen dort, wo er außerhalb des Bereiches der Bogenbasen die dünne Perichordalschicht unmittelbar berührt, mit ihr zu einem primären Knochen zusammen (Fig. 13—15). Es liegt auf der Hand, dass diese letztere Art von Knochenbildung sich mit der Annahme nicht gut verträgt, dass ihr ein wirklicher Hyalinknorpel vorausging.

Die Wirbelbögen verhalten sich jenseits der geschilderten hyalinknorpeligen Grenzzone ihrer Basen etwas anders als die Wirbelkörper, in so fern sie vor dem Beginn der Verkalkung einen halbknorpeligen Zustand durchlaufen. Dann erscheinen dort ebenfalls die polygonalen großen Zellen mit der netzartigen Verkalkung und dem Periostknochen, worauf die Markbildung als Unterlage des definitiven Knochens anfängt. Überall bleibt zwischen dem Mark und dem Hyalinknorpel eine intakte Verkalkungszone übrig.

Kurz zusammengefasst würde das Ergebnis dieser Beobachtungen so lauten: 1) der primäre Wirbelkörper und die ihm angeschlossenen Bogenbasen verknöchern, ohne dass ihr Gewebe vorher durchweg ein hyalinknorpeliges geworden ist, ein solches bildet sich nur an den Gelenkenden; 2) kurz vor der inneren Verknöcherung erscheint ein periostaler Knochen; 3) in den Wirbelbögen außerhalb des sekundären Wirbelkörpers geht die Knorpelbildung etwas weiter als in diesem, und an der Grenze zwischen beiden Theilen, bez. zwischen den Basen und den aufsteigenden Stämmen der Wirbelbögen entwickelt sich sogar eine vollkommene Knorpelzone, die bis nach dem Fötalleben bestehen bleibt und eine Abgliederung der Wirbelbögen vortäuschen kann. Es geht daraus hervor, wie wenig die bisher angenommene Gleichartigkeit der Gewebsbildung und namentlich der Knochenbildung innerhalb des ganzen Wirbelbogens zutrifft.

Es ist hier noch eine Besonderheit bei der Verknöcherung unserer Saurierwirbel zu erwähnen. Im Grunde der mehrfach erwähnten Grenzfurche zwischen dem primären Wirbelkörper und den Bogenbasen und ungefähr in der Mitte der Wirbelkörper wird der Periostknochen über und unter der Wirbelbogenbasis nur unvollkommen angelegt und verschwindet während der Einleitung zur Markbildung vollständig, so dass die Markmasse oben und unten frei daliegt und, da sie an den übrigen Seiten von verkalktem Gewebe umgeben ist, als die Ausfüllung eines kurzen Kanales erscheint, der jederseits den Wirbelkörper in senkrechter Richtung durchbohrt und sehr lange, bei manchen Sauriern selbst dauernd bestehen bleibt (Fig. 8, 14). Letzteres habe ich bei Lacerta und Anguis selten, häufiger bei Pseudopus und regelmäßig bei Ascalaboten angetroffen

(Textfigur 3). Natürlich dringen später auf diesem Wege Blutgefäße in die Wirbel; der beschriebene Kanal ist aber vor anderen Gefäßkanälen durch die Regelmäßigkeit seines Vorkommens und seiner Lage ausgezeichnet, indem er die Mitte des primären Wirbelkörpers und der ganzen Wirbelbogenbasis sowie die Grenze zwischen beiden bezeichnet.

Über das Schicksal der Chorda während des Fötallebens ist nur wenig zu sagen. Ihre Zusammenschnürung durch den nach innen vorwachsenden Intervertebralring bez. Gelenkkopf, der dadurch aus der Ringform in die Scheibenform übergeht, erfolgt bei Lacerta mehr gleichmäßig koncentrisch, bei Anguis mehr von der Seite her, und geht so weit, dass in den eben ausgeschlüpften Jungen das zusammengeschnürte Stück fadendünn, bei Lacerta und Ameiva übrigens daneben noch deutlich spindelförmig geworden ist (Fig. 9, 10). Der vertebrale Chordarest hat ebenfalls die Form einer Spindel, ist aber vorn abgerundet, hinten spitz; von dieser hinteren Spitze aus verkürzt sich die Spindel, so dass sie namentlich in den kurzen Wirbeln zuletzt nur die vorderen $^2/_3$ oder selbst die Hälfte der ganzen Wirbellänge einnimmt (Fig. 16). In Folge des frühen Erscheinens der Gelenkspalte bei Anguis lässt sich feststellen, dass die erste Zusammenschnürung der Chorda vollständig im Gelenkkopf liegt.

In der Mitte des vertebralen Chordaabschnittes der Schwanzwirbel entwickelt sich bei Lacerta ein kompaktes, großzelliges Gewebe, das nach dem Befunde bei einer jungen Ameiva zu schließen, allmählich die ganze Spindel durchsetzt und dort wahrscheinlich eine Verknöcherung vorbereitet (Fig. 7—10). Einen Knorpel kann ich darin so wenig sehen wie Gegenbaur. Obgleich es wahrscheinlich ist, dass auch die Chorda von Anguis eine ähnliche Umbildung erfährt, fand ich doch selbst bei jungen Blindschleichen in der Chordaspindel nur eine dünne quere Scheidewand aus zusammengepressten Membranen des Gallertkörpers und an ihrer Peripherie einige wenige von den großen Zellen (Fig. 16).

2. Die Wirbelbögen.

Die Basen der oberen Wirbelbögen schließen sich, wie schon erwähnt, seitlich an den primären Wirbelkörper an, und nur in einiger Entfernung hinter dem Sacrum rücken sie mehr hinauf, so dass sie auch später noch sich vom primären Wirbelkörper unterscheiden lassen. Aber auch in den übrigen Wirbeln geht die Herstellung der sekundären Wirbelkörper langsam vor sich; denn die rollenförmigen primären Wirbelkörper treten Anfangs zwischen den Bogenbasen noch deutlich hervor, bis die Verdickung der letzteren die muldenförmigen Grenzfurchen ausfüllt. Die Knorpelzonen an der Außenseite der verknöchernden Bogenbasen bezeichnen den Anfang des Bogentheils, der später allein der Wirbelbogen heißt. Diese das Rückenmark umwachsenden Bogentheile sind eben so breit wie ihre Basen, daher nicht cylindrisch, sondern plattenförmig, und sie vereinigen sich paarweise in derselben Breite über dem Rückenmark, also nicht in einem Punkt, sondern in einer längeren Naht.

So einfach erscheint die Bogenbildung aber nur in den Rumpfwirbeln; aus den jüngeren Entwicklungsstufen der Schwanzwirbel ergiebt sich dagegen ein ganz anderer Aufbau der oberen Wirbelbögen unserer Saurier. Doch lässt sich diese Entwicklung an Durchschnitten allein nicht vollkommen verfolgen; viel übersichtlicher sind vielmehr die ganzen fötalen Schwanzwirbelsäulen, die man durch Maceration freigelegt hat und im Ganzen untersucht. Denn da die Ausbildung der Wirbel von vorn nach hinten fortschreitet, so zeigt die ganze Wirbelreihe alle Entwicklungsstufen in kontinuirlichem Übergang.

Ich beginne mit den Föten von Lacerta viridis. Wenn man eins der eben bezeichneten Präparate der Schwanzwirbelsäule (Fig. 18) von hinten her und in der Seitenansicht durchmustert, so überzeugt man sich leicht, dass jeder Wirbelbogen, der später als eine breite Platte erscheint, aus zwei getrennten, hinter einander aufwachsenden und annähernd cylindrischen Spangen hervorgeht, die trotz ihrer sonstigen Verschiedenheit als gleichwerthige obere Wirbelbögen aufzufassen sind, da sie in ihren allgemeinen Lagebeziehungen zum primären Wirbelkörper, zum Rückenmark und zu den Seitenfortsätzen durchaus übereinstimmen. Der vordere dieser Wirbelbögen entwickelt sich früher und vollkommener als der hintere; er sitzt mit seiner Basis auf der vorderen Hälfte des Wirbelkörpers[1], krümmt sich in einer senkrechten Querebene um das Rückenmark und biegt dann unter einem annähernd rechten Winkel nach hinten um. Dieser hintere Bogenschenkel verläuft aber weder genau horizontal, und noch weniger in einer Sagittalebene, sondern divergirt mit seinem Gegenstück von vorn nach hinten und ein wenig nach oben.

---

[1] Gegenbaur kennt bei Lacerta und Anguis nur einen Wirbelbogen auf jeder Seite des Wirbels, und lässt ihn Anfangs in der Mitte des letzteren aufsitzen, später aber nach vorn rücken (10, p. 42, 44). Das, was Gegenbaur in seiner Fig. 2, Taf. IV, als Wirbelbogenbasis bezeichnet, ist jedoch der oben beschriebene, noch mit Markzellen gefüllte Kanal der vereinigten Basen.

Von der Umbiegungsstelle unseres Wirbelbogens entwickelt sich ferner noch ein vorderer Schenkel, der aber viel kürzer ist als der hintere und im umgekehrten Sinn mit seinem Gegenstück divergirt. Die Enden jedes hinteren Schenkelpaares stoßen mit denen des vorderen Schenkelpaares vom folgenden Wirbel in einem nach außen vorspringenden stumpfen Winkel zusammen und bilden mit ihnen die sogenannten schiefen oder Zwischenbogengelenke. Zwischen beiden zu einem Gelenk gehörigen Enden entwickelt sich eine dunkle, weiche Verbindungsmasse, die die Spitze des Winkels bildet; erst später wächst das Ende des vorderen Wirbels dachziegelförmig über das andere Ende hin, wobei die Verbindungsmasse sich schlingenförmig zwischen sie legt und sich in die beiden Gelenkenden sondert.

Kurz vor dem Gelenkende lässt der hintere Schenkel einen medialen Fortsatz hervorwachsen, der schräg nach hinten und innen aufsteigt und folglich mit seinem Gegenstück konvergirt (Fig. 20 bis 22). Zwischen beiden Fortsätzen befindet sich ein dichteres Gewebe, das rückwärts in eine Spitze ausläuft und in der Medianebene von einem dünnen, fadenförmigen Zellenstrang durchzogen wird, der sich von einem Wirbel zum anderen und so über die ganze Wirbelsäule kontinuirlich hinzieht. Ich halte ihn für ein Homologon des elastischen Längsbandes der Fische.

Nach dieser Beschreibung bildet also der vordere Wirbelbogen einen aufsteigenden, in einer senkrechten Querebene gekrümmten Stamm und je einen kürzeren vorderen und einen längeren hinteren Schenkel, die vom oberen Ende des Stammes mit einander und mit ihren Gegenstücken nach außen und oben divergiren. Dazu kommt dann noch der mediale, ganz über dem Rückenmark liegende Fortsatz. Alle diese Theile sind bereits angelegt, wenn der zweite, hintere Wirbelbogen in der Schwanzwirbelsäule von Lacerta erscheint, um als eine halb rudimentäre Bildung nur einen Theil des von dem ersten Bogen hergestellten Gerüstes zu verstärken. Er zeigt sich zuerst als ein kleines, aus dem beschriebenen knorpelähnlichen Gewebe bestehendes Stück, das unmittelbar hinter der vorderen Wirbelbogenbasis und mit dieser allmählich verschmelzend ebenfalls dem primären Wirbelkörper aufsitzt und parallel zum anderen Bogen in die Höhe wächst (Fig. 18, 19). Schließlich erreicht dieser zweite dünne und cylindrische Bogen den hinteren Schenkel des ersten Bogens, wodurch zwischen allen diesen Theilen eine ovale Öffnung geschaffen wird. Mit dem fortschreitenden Wachsthum der Wirbelbögen verschmälert sich diese Öffnung bis zu einer Spalte, die am dritten Schwanzwirbel derselben Föten schon ganz verwachsen ist. Die nach vorn folgenden Wirbelbögen sind einfach, haben aber die Breite wie jene doppelten Bögen zusammen, und ihre ebenfalls über die ganze Länge des Wirbels ausgedehnten Basen zeigen innen und außen eine Einbuchtung als Merkmal einer eigentlichen Doppelanlage, was auch noch durch die Anlagen der Seitenfortsätze der drei ersten Schwanz- und der Sacralwirbel bestätigt wird (s. u.). Ich schließe daraus, dass die definitiven Wirbelbögen von Lacerta durchweg aus je zwei hinter einander liegenden Bögen zusammengesetzt sind, einem vollständigen vorderen und einem mehr rudimentären hinteren, der aber nur an der Bildung des aufsteigenden Bogenstammes betheiligt ist. Im Schwanz kann dies direkt beobachtet, im Rumpf nur durch Vergleiche erschlossen werden.

Die Entwicklung des vorderen Hauptwirbelbogens habe ich so weit beschrieben, dass die mit allen Fortsätzen versehenen beiderseitigen Stücke über dem Rückenmark einander entgegenwachsen, sich aber dort noch nicht verbunden haben. Projicirt man eine Serie von Frontaldurchschnitten dieser Stücke in eine Flächenfigur (Fig. 20), so bilden die schrägen Bogenschenkel jederseits eine knieförmig gebogene Spange, deren Enden in den schiefen Gelenken liegen, und deren am weitesten gegen die Medianebene vorspringendes Knie dem Ende des aufsteigenden Bogenstammes entspricht. Dennoch kommt, wie weitere derartige Projektionen lehren (Fig. 21, 22)[1], die erste Verbindung nicht zwischen diesen beiderseitigen Vorsprüngen zu Stande, sondern zwischen den medialen Ästen, die, aus den hinteren Schenkeln hervorwachsend, als die eigentlichen Enden des ganzen Bogens nach hinten und oben konvergiren und endlich in der bezeichneten Spitze der vorläufigen Verbindungsmasse zusammenstoßen. Aus dieser ihrer Vereinigung geht der eigentliche Dornfortsatz hervor. Darauf erst erreichen sich die einander genäherten Enden der Bogenstämme und bilden dadurch einen zweiten Schluss der Wirbelbögen. Zwischen ihm und dem Dornfortsatz bleibt im Wirbeldach ein länglicher medianer Schlitz von spindelförmiger Gestalt zurück, der sich allmählich durch Nahtbildung schließt. Aus dieser Naht erhebt sich in der Folge eine scharfkantige Leiste, die rückwärts in den Dornfortsatz ausläuft und von diesem dann nicht gut unterschieden werden kann (vgl. Textfigur 1). Der Vorderrand des ganzen Wirbeldaches bleibt ausgeschweift, da er unmittelbar aus den divergirenden vorderen Wirbelbogenschenkeln hervorgeht; von der ursprünglichen Divergenz der hinteren Schenkel erhält sich nur ein schwacher Rest unter dem überragenden Dornfortsatz.

---

[1] Die Dorsalansichten ganzer macerirter Wirbelsäulen bestätigen die Projektionsbilder, sind aber aus technischen Gründen weniger brauchbar als die letzteren.

In Folge der angegebenen Entwicklung der Wirbelbögen weicht der ganze Wirbelkanal von einer cylindrischen Form recht merklich ab; am engsten zwischen den aufsteigenden Stämmen der vorderen Wirbelbögen, erweitert er sich davor und dahinter bis zur Intervertebralgegend ganz erheblich (Fig. 19). Anfangs, so lange das Rückenmark den Wirbelbögen ziemlich dicht anliegt, wird es von diesem Wechsel in der Lichtung des Wirbelkanals natürlich direkt beeinflusst, wie seine regelmäßigen, namentlich in der dorsalen Hälfte bedeutenden Einschnürungen und Erweiterungen beweisen. Während der folgenden Ausdehnung des Wirbelkanals verlieren sie sich aber sehr schnell.

Die unteren Bögen des Schwanzes beginnen bei Lacerta in der Regel am dritten, seltener am zweiten Schwanzwirbel (bei Anguis vom zweiten Sacrale an); gelegentlich vereinigt sich das vorderste dieser Bogenpaare nicht zu einem Dornfortsatz, sondern bleibt klaffen. Die Basen dieser Bögen sitzen unten seitlich dem Intervertebralring an und wachsen unter ihm mit zugeschärften Rändern einander entgegen (Fig. 11), so dass jedes Bogenpaar einen dreieckigen, für die caudalen Stammgefäße bestimmten Raum allseitig umschließt. Da die Anlagen der unteren Bögen aus demselben Gewebe bestehen wie die Anlagen der oberen Bögen, so ist ihre Sonderung von dem faserigen Intervertebralring besonders deutlich.

Bei Lacerta bleiben die unteren Bögen auch im erwachsenen Thier intervertebral sitzen, bei Anguis verschmelzen sie mit je dem vorderen Wirbelkörper. Dennoch tragen sie in beiden Fällen dieselben Muskelsepten wie der folgende obere Bogen. Die caudalen unteren Bögen unserer Saurier gehören also stets je dem hinteren Wirbel an.

Die oberen Wirbelbögen der Blindschleiche unterscheiden sich dadurch von denen der Lacerten, dass beide, der vordere und der hintere, gleich stark sind und so dicht neben einander verlaufen, dass sie sich gleich Anfangs berühren und mit einander verschmelzen, ohne jemals, so weit ich sah, eine Öffnung zwischen sich frei zu lassen (Fig. 17, 23). Da sie aber nur in einem schmalen Streifen zusammenhängen und daher an der Außen- wie an der Innenseite tiefe Grenzfurchen bilden, ist ihre Duplicität unverkennbar. Auch an den jüngsten von mir untersuchten Föten war der hintere Wirbelbogen bereits in Verbindung mit dem oberen Schenkel; auf Sagittaldurchschnitten sieht es selbst so aus, als wenn der vordere Wirbelbogen in den vorderen Gelenkfortsatz, der hintere dagegen in den hinteren Gelenkfortsatz ausläuft. Ich bin aber nicht im Stande, irgend welche Merkmale dafür anzugeben, dass der hintere Wirbelbogen von Anguis im Gegensatz zu demjenigen von Lacerta, irgend einen Antheil an der Bildung des bezüglichen oberen Schenkels hat.

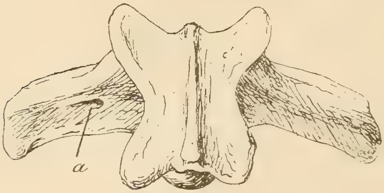
Wenn nun die Blindschleiche zum direkten Nachweise der doppelten Wirbelbögen weniger geeignet ist als Lacerta, so bietet sie dagegen sehr gute indirekte Belege für diese Doppelbildung in der Entwicklung der caudalen Seitenfortsätze. Am einfachsten liegen die Verhältnisse in den mittleren Schwanzwirbeln von Anguis, wovon man sich an einer Anzahl von Frontaldurchschnitten desselben siebenten Schwanzwirbels eines jüngeren Fötus überzeugt (Fig. 17). Die verschmolzenen doppelten Bögen sind innen und außen durch Furchen deutlich geschieden. In ihrer unteren Hälfte wird die äußere Furche dadurch vertieft, dass beide Bögen leistenförmig vorspringen; diese Vorsprünge sind nun, wie die tieferen Schnitte beweisen, schon die Wurzeln von paarigen Seitenfortsätzen, die sich schräg abwärts verlängern und darauf mit ihren Enden zu einem einfachen Fortsatz vereinigen, wodurch die Ausbuchtung zwischen ihren Wurzeln in ein rundliches Loch verwandelt wird. Durch diese senkrechten Löcher der caudalen Seitenfortsätze treten keine Blutgefäße hindurch, auch verwachsen sie später größtentheils vollständig. Nur bei Pseudopus bleiben sie vom sechsten Schwanzwirbel an erhalten. Da sie nun nicht durch Blutgefäße hervorgerufen, sondern die sie einschließenden Knochenspangen selbständige Bildungen sind, die auf jeder Seite eines Wirbels paarig aus den beiden deutlich unterscheidbaren Wirbelbogenbasen hervortreten, so müssen die fertigen Seitenfortsätze der Schwanzwirbel von Anguis und jedenfalls auch von Pseudopus als Doppelbildungen aufgefasst werden, deren hinter einander liegende Einzelstücke unter dauernder oder vorübergehender Bildung eines Foramen transversarium mit einander verschmelzen und genetisch auf die doppelten Wirbelbögen zurückzuführen sind.

Verfolgt man nun die eben beschriebenen caudalen Seitenfortsätze von Anguis nach vorn zu, so stößt man an den ersten Schwanzwirbeln und den Sacralwirbeln auf bemerkenswerthe Abänderungen, die sich erst mit Hilfe von Sagittaldurchschnitten ganz verstehen lassen (Fig. 24). Am dritten Schwanzwirbel (c^3) liegen alle Theile noch so wie es für die hinteren Schwanzwirbel beschrieben wurde: die beiden Seitenfortsätze entspringen neben einander von den beiden Wirbelbogenbasen ihrer Seite, verlaufen in gleicher Höhe nach außen und umschließen dabei ein freilich stark verengtes Foramen transversarium, das von keinem Gefäß durchsetzt wird. Die Vene, die unter dem Wirbel hervorkommt, verläuft längs der Grenze beider Fortsätze und auch unter dem Foramen nach außen, um sich dann an die Hinterseite des einfach gewordenen Fortsatzes zu begeben. — Am zweiten Schwanzwirbel (c^2) kommt es nicht mehr zur Bildung eines Foramen transversarium, obgleich die an einander geschmiegten Seitenfortsätze noch kenntlich gesondert sind. Bevor sie aber in die einfache Spitze auslaufen, erhebt sich der vordere Fortsatz merklich über den hinteren, der sich wieder unter jenen vorschiebt. — Am ersten Schwanzwirbel (c^1) und den beiden Sacralwirbeln (s^1, s^2) beginnt dieselbe Drehung der beiden Seitenfortsätze gleich nach ihrem Ursprung, so dass sie aus der Lage hinter einander, die an den hinteren Schwanzwirbeln die ausschließliche ist, in eine solche über einander übergehen, wobei immer der vordere Fortsatz zum oberen wird. Nach ihrer Vereinigung divergiren sie wieder in zwei Spitzen, was sich im postfötalen Leben eigentlich nur am zweiten Sacralwirbel erhält[1]. An allen drei Wirbeln ist das Foramen transversarium vorhanden und groß an beiden Sacralwirbeln, kleiner am ersten Schwanzwirbel; es ist etwas schräg von hinten und außen nach vorn und innen gerichtet und wird von einer Vene durchsetzt, die aus dem sogenannten Caudalherz entspringt. An den Sacralwirbeln erwachsener Blindschleichen ist dieser Bau ihrer Seitenfortsätze noch gut zu erkennen; nur sind die Foramina transversaria so verkleinert, dass ohne Kenntnis der Entwicklung sie für gleichgültige Gefäßkanäle gehalten werden könnten (Textfiguren 1 und 2).

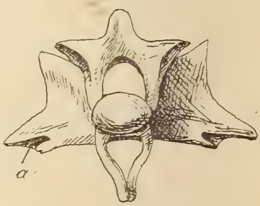
Endlich ist für alle genannten Seitenfortsätze hervorzuheben, dass sie im fötalen Zustande eine deutliche Sonderung in einen proximalen und einen distalen Abschnitt erkennen lassen. Die Grenze liegt im Bereich des For. transversarium und wird durch eine weiche Gelenkanlage gebildet, die sich jedoch später zurückbildet (Fig. 17). Immerhin ist diese Erscheinung nicht ohne Bedeutung. Untersucht man nämlich den letzten Präsacralwirbel von Anguis, so findet man noch die doppelten Wirbelbogenbasen, aber von den doppelten Seitenfortsätzen nur noch den vorderen, der jedoch ebenfalls die Gelenkanlage enthält, so dass an der vollkommenen Homologie dieser Gliederung mit derjenigen jedes Seitenfortsatzes der sacralen und caudalen Wirbel nicht zu zweifeln ist. Bei Anguis trennt sich nun das distale Stück des präsacralen Seitenfortsatzes zu einer Rippe ab, während ich bei Pseudopus bald eine freie Rippe, bald einen eben so langen ungegliederten Seitenfortsatz am Präsacralwirbel fand, der einmal sogar auf einer Seite die beiden Zacken einer Doppelbildung trug. Ich schließe daraus, dass die caudalen und sacralen Seitenfortsätze von Anguis und Pseudopus ursprünglich aus je einer Rippe und einem Rippenträger (Querfortsatz) bestanden; da beide aus Doppelanlagen hervorgingen, die bis auf die Gelenkenden mit einander verschmolzen, so blieb zwischen dem gegabelten Rippenträger und der gegabelten Rippe das For. transversarium zurück, das nach der Rückbildung des Gelenkes entweder ebenfalls verschwand oder als Durchbohrung des ungegliederten, einfachen Seitenfortsatzes erscheint.

---

[1] Diese zwei Spitzen veranlassten schon LEYDIG zu der Bemerkung, dass dieser Seitenfortsatz aus zwei Hälften zusammengesetzt sei (16, p. 33).



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Textfig. 1. Erster Sacralwirbel der Blindschleiche von oben. Textfig. 2. Zweiter Sacralwirbel desselben Thieres von hinten. *a*, Foramen transversarium.

Erst auf Grund der bei Anguis festgestellten Bildung der sacralen und caudalen Seitenfortsätze lassen sich diejenigen von Lacerta verstehen; denn ihre Variabilität ist so groß, dass aus ihnen allein eine richtige Vorstellung über ihren genetischen Aufbau nicht gewonnen werden kann. — Im Zusammenhange damit, dass die hinteren Wirbelbögen jedes Schwanzwirbels von Lacerta rudimentär sind, erscheinen auch ihre (hinteren) Seitenfortsätze häufig unvollkommen entwickelt; und zwar fehlen sie entweder ganz oder sind nur durch ein Band vertreten, das später, wie mir scheint, ebenfalls verschwindet, oder endlich sie sind mit dem vorderen Seitenfortsatz völlig verschmolzen.

1) Der völlige Schwund der hinteren Seitenfortsätze ist die Regel für die Schwanzwirbel von Lacerta vom vierten oder fünften an rückwärts; am vierten bis sechsten Schwanzwirbel kommen daneben die bandförmigen rudimentären hinteren Seitenfortsätze und selbst normale Doppelbildungen mit einem For. transversarium vor. 2) Außerdem traf ich am sechsten bis achten Wirbel bisweilen gabelförmige, d. h. doppelte Seitenfortsätze an, die statt sich mit ihren Spitzen zu verbinden, nach außen etwas divergirten (Fig. 33). 3) Für die drei ersten Schwanzwirbel und die beiden Sacralia von Lacerta kann als Regel gelten, dass ihre Seitenfortsätze allerdings doppelt angelegt, aber an ihrer Oberseite völlig verschmolzen sind, so dass nur noch eine Grube oder Rinne an der Unterseite des Fortsatzes als letzter Rest des For. transversarium zurückbleibt. Tiefere Frontaldurchschnitte durch solche Fortsätze können daher eine Durchbohrung oder eine Gelenkbildung, oberflächliche Durchschnitte ganz einfache Bildungen vortäuschen (Fig. 8). Erst die vollständigen Schnittserien entscheiden darüber, ob diesen Seitenfortsätzen überhaupt Doppelbildungen zu Grunde liegen, und wenn dies der Fall ist, ob die angegebene Verwachsung oder ein von einem For. transversarium durchbohrter Seitenfortsatz wie bei Anguis vorliegt. Diese letztere normale Bildung habe ich aber nur am ersten Schwanzwirbel von Lacerta häufig, an den Sacralwirbeln dagegen niemals angetroffen[1].

Über den queren Zerfall der meisten Schwanzwirbel unserer Saurier, denen sich bekanntlich noch andere Formen anschließen [vgl. STANNIUS, HYRTL, GEGENBAUR (50), LEYDIG, COPE (4, p. 193)] kann ich nichts weiter anführen, als dass er weder eine ursprüngliche Bildung noch der Ausdruck einer Doppelanlage der ganzen Wirbel ist. Denn er vollzieht sich erst an den jungen Thieren und verläuft am aufsteigenden Bogen allerdings längs der Grenze der ursprünglichen doppelten Bögen (Fig. 10), am Wirbeldach aber mitten durch die Fortsätze des vorderen Bogens allein. Es ist daher die

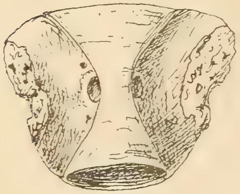
---

[1] Ausnahmsweise habe ich an einem Sacralwirbel von Anguis den hinteren Fortsatz durch ein Band ersetzt gefunden, so dass das For. transversarium in eine schräge Rinne verwandelt war.

Bezeichnung dieser beiden oberen Hälften des fertigen Wirbels als zweier Bögen (Hyrtl, Cope) nicht gerechtfertigt.

Die Wirbel der Ascalaboten.

Zur Untersuchung kamen Tarentola mauretanica und Platydactylus guttatus, die erstere Art in verschiedenen Altersstufen von ganz jungen Thieren an, die andere Art nur im Reifezustand. — Durchweg lassen sich die primären Wirbelkörper und die ihnen angefügten ursprünglichen Wirbelbogenbasen deutlich unterscheiden, weil diese sehr dünn bleiben und daher den primären Wirbelkörper in keiner Weise verdecken können (Textfig. 3). Bricht man die oberen Bogenhälften eines solchen Wirbels ab, so dass der Boden des Wirbelkanals offen da liegt, so sieht man sofort die schon an den Föten von Lacerta beschriebenen beiderseitigen Grenzfurchen, zwischen denen der primäre Wirbelkörper ganz scharf hervortritt, und dazu noch den senkrechten Kanal im Grunde der Furchen, den wir schon bei Lacerta und Anguis kennen lernten. Angesichts dieser unverkennbaren Sonderung der ursprünglichen Wirbelelemente kann bei den Ascalaboten von einem sekundären Wirbelkörper nicht die Rede sein.



Textfig. 3.
Siebenter Rumpfwirbel von Platydactylus guttatus nach Abtragung der Bögen von oben gesehen.

Bezüglich der Bildung der intervertebralen Theile habe ich der Beschreibung Gegenbaur's (10) wenig hinzuzufügen. Im Allgemeinen sind die amphicölen Wirbelkörper durch ringförmig bleibende Zwischenstücke so mit einander verbunden, dass die Chorda intervertebral am weitesten bleibt und gegen die Wirbelmitte sich verengt (Fig. 28). An dieser engsten Stelle ist sie in allen Wirbeln in ein großzelliges Gewebe verwandelt, das später knorpelähnlich wird, aber nicht wie bei Lacerta sich nach vorn und hinten ausdehnt, sondern innerhalb seiner ursprünglichen Grenzen bleibt. Die Amphicölie entspricht jedoch nicht der Form der knöchernen Wirbelkörper, d. h. die Erweiterung der Chorda folgt nicht ganz der Erweiterung des Knochens, indem der Intervertebralring sich an der Innenseite des Knochenrandes vertebralwärts vorschiebt und so die Chorda von dem Knochen abhebt. Nach Gegenbaur schnürt der Intervertebralring bei Platydactylus guttatus die Chorda so weit zusammen, dass sie sich fältelt; ich habe aber auch beim gemeinen

Gecko im Rumpf eine flache und breite, im Schwanz eine schmale aber tiefere intervertebrale Einschnürung gefunden. Die sehr reducirten Chordareste zweier zusammenstoßender Wirbel bilden daher nicht einen Doppelkegel, sondern eine schwach ausgeprägte und in der Mitte etwas verschmälerte Spindel mit abgerundeten Enden. Außen ist der Intervertebralring rinnenförmig vertieft.

Gegenbaur nennt das Gewebe der Intervertebralringe schlechtweg einen Knorpel, der auch unter dem Knochen sich vertebralwärts fortsetze, bei Platydactylus guttatus sogar kontinuirlich bis zum nächsten Intervertebralring etc. An Querdurchschnitten kann man sich aber leicht überzeugen, dass die Zellen dieses Gewebes langgestreckte Spindeln oder Fasern sind, die koncentrisch um die Chorda liegen, und dass namentlich in den äußeren Schichten weder Knorpelkapseln noch eine hyaline Grundsubstanz zu erkennen sind. Nur die innerste Schicht des Intervertebralringes erhält, namentlich in den Schwanzwirbeln, ein knorpelähnliches Aussehen, wodurch der Unterschied des dunkleren äußeren Fasergewebes um so deutlicher hervortritt.

Es wurde schon von den schwächlichen Basen der oberen Bögen gesprochen; während sie aber doch noch Knochenmark enthalten, fehlt dieses im aufsteigenden Bogen über dem Ursprung der Seitenfortsätze vollständig, indem dort nur die Periostknochen der Basen zu einer dünnen Knochenlamelle zusammenfließen, die sich erst in den Gelenkfortsätzen zur Aufnahme von Knochenmark eröffnet. Ich schließe daraus, dass die oberen Bögen der Ascalaboten, ähnlich wie es bei manchen Teleostiern der Fall ist (13*a*), nur an der Basis und den Gelenkfortsätzen knorpelig angelegt werden, sonst aber aus einer bindegewebigen Grundlage direkt verknöchern.

Die unteren Bögen der Ascalaboten verhalten sich im Schwanz gerade so wie bei Lacerta, d. h. sie sind als dreieckige, geschlossene Knochenrahmen den Intervertebralringen angeheftet. Da die letzteren sich aber nicht in Gelenkköpfe verwandeln, sondern relativ selbständig bleiben, so lassen sie sich mit den anhängenden unteren Bögen wie besondere Wirbelabschnitte von den knöchernen Wirbeln ablösen. Bei den Ascalaboten (ob bei allen?) setzt sich aber die Bildung unterer Bögen auch in den Rumpf fort[1]. Bei Platydactylus guttatus geschieht dies in der Weise, dass von den unteren Bögen nur die mit einander verschmolzenen Basalstümpfe übrig bleiben, die dann als halbmondförmige Knochenspangen dem Intervertebralring anliegen. In der Halsgegend wächst aus dieser Knochenspange der untere Dorn hervor, der also als Homologon und Rudiment eines unteren Bogenpaares gelten muss. Da nun die ähnlichen unteren Dornen der Lacertiden, wie ich finde, eben so entstehen (Fig. 12), so bezieht sich die oben angegebene Homologie auch auf sie und wohl auf alle gleichen Bildungen der Reptilien und anderer Amnioten, wie es schon Leydig annahm (16, p. 55).

---

[1] Dies hat schon A. Müller, wenn auch nicht ganz genau, angegeben (17).

Über die Doppelbildungen der Wirbelbögen und ihrer Seitenfortsätze bei den Ascalaboten habe ich in Ermangelung des nöthigen Materials nichts direkt feststellen können; die Bildung der fertigen Sacralwirbel lässt aber die Zusammensetzung der Seitenfortsätze aus zwei Stücken und eine zweitheilige Basis der oberen Bögen unschwer erkennen.

Die Wirbel von Hatteria punctata.

Die Wirbelbildung von Hatteria schließt sich sehr nahe an diejenige der Ascalaboten an, stellt aber eine höhere Stufe dar, in so fern die Verengerung der Chorda durchweg weiter vorgeschritten und der Intervertebralring nach allen Seiten tiefer eingewachsen ist. Die primären Wirbelkörper von Hatteria sind ebenfalls von den oberen Bögen deutlich gesondert, aber relativ länger und weniger ausgeschweift als diejenigen von Tarentola und Platydactylus, und ihre perichordale Knochenmasse enthält sehr große Markräume. Der Intervertebralring oder richtiger die Intervertebralscheibe, eine Art von geschichtetem Faserknorpel[1], füllt einmal die Zwischenräume zwischen den abgerundeten dicken Knochenrändern aus und setzt sich dann an ihrer Innenseite vertebralwärts fort, so dass eine dünne knorpelähnliche Lamelle unter dem ganzen Knochen die einzelnen Intervertebralscheiben mit einander verbindet (vgl. Gegenbaur's Beschreibung von Platydactylus). Im Einzelnen sind jedoch die Rumpfwirbel von den Schwanzwirbeln etwas verschieden.

Die Knochenröhren der Rumpfwirbel (Fig. 25) sind in ihrer ganzen Länge von der geweblich zurückgebildeten Chorda durchzogen, doch ist dieser Kanal in der Wirbelmitte außerordentlich eng und erweitert sich erst allmählich gegen die Wirbelenden. In demselben Maße als die Knochenröhre sich erweitert, verdickt sich aber auch der halbknorpelige Trichter, der als Fortsetzung der Intervertebralscheibe im Knochentrichter steckt, so dass die Form des letzteren noch viel weniger als bei den Ascalaboten die Form des Chordarestes bestimmt. Intervertebral wird der letztere von der Intervertebralscheibe so weit zusammengedrückt, dass er die Gestalt zweier hinter einander liegenden Spindeln annimmt. Dieser Raum wird von der Cuticularscheide und einer knorpelähnlichen Rindenschicht der Chorda begrenzt; der Gallertkörper liegt dieser Schicht nur theilweise an und ist im Ubrigen zusammengefallen, zerknittert, in Auflösung begriffen. Auch die Cuticularscheide ist der Länge nach ziemlich dicht gefältelt, in der Mitte zwischen den Spindeln jedoch, namentlich von den Seiten her zusammengedrückt, also höher als breit, wesshalb der Mediandurchschnitt dort eine weitere Durchbohrung der Intervertebralscheibe vortäuscht als sie in Wirklichkeit existirt.

---

[1] Die ringförmige Verkalkung, von der Cope spricht (3), habe ich in den Intervertebralscheiben durchaus vermisst.

Mit den Intervertebralringen des Rumpfes sind bei Hatteria ebenso wie bei den Ascalaboten halbmondförmige Rudimente unterer Bögen verbunden.

Die Schwanzwirbel unseres Thieres (Fig. 26) unterscheiden sich von denen des Rumpfes einmal dadurch, dass die unteren Bögen vom dritten Wirbel an, wie es bei den Sauriern überhaupt die Regel ist, auswachsen und sich zu Spitzbögen vereinigen, dann aber noch besonders durch den inneren Bau. Die Lichtung der Knochenröhre erweitert sich von der Wirbelmitte aus nur bis zu einem gewissen Abstand von den Wirbelenden, um sich dann bis zu den letzteren wieder zu verengern und in einen engen Kanal auszulaufen; in jedem Schwanzwirbel von Hatteria befinden sich also zwei lange spindelförmige Chordareste, die in der Mitte des Wirbels durch einen dünnen Strang zusammenhängen und andererseits mit einem eben solchen Strang in die Intervertebralscheibe eintreten. In jenen Spindeln ist das Chordagewebe durch eine lockere theilweise knorpelähnliche Masse verdrängt; die terminalen Stränge bestehen aus einer dichteren Fasermasse.

Der caudale Wirbelkörper schließt also gegen die Intervertebralscheibe mit einer schwach dellenförmig vertieften, im Centrum nur von dem engen Kanal durchbrochenen Knochenfläche ab, die zudem mit der Intervertebralscheibe völlig verwachsen ist. Eigentliche Wirbelfacetten fehlen dort vollständig. — Die Fortsetzung des dünnen Chordastranges durch die Intervertebralscheibe ist, wenigstens auf Längsdurchschnitten, ganz unkenntlich, so dass der Unterschied dieser

Scheiben von denen des Rumpfes recht auffällig ist. Trotzdem lässt sich ein unmittelbarer Zusammenhang beider Wirbelformen unschwer herausfinden. Der Rumpf enthält ausnahmsweise das etwas ältere Stadium, mit der stärkeren Erweiterung der Wirbelkörper und dem schwächeren Einwachsen des Intervertebralringes, wesshalb die beiden Chordaspindeln der Wirbelenden noch durch ein schmäleres intervertebrales Verbindungsstück zusammenhängen; im Schwanz sind aber in Folge der Rückbildung jener Erweiterung oder der Wirbelfacetten beide Spindeln ganz in die Wirbelkörper eingeschlossen und ihr intervertebraler Zusammenhang durch die vollkommenere Ausbildung der Scheibe, wie es scheint, ganz gelöst oder nur spurenweise erhalten. Beide Formen sind aber schon bei den Ascalaboten in einem schwächeren Grade vorgebildet, indem auch dort die intervertebrale Einschnürung der Chorda caudal viel deutlicher hervortritt als im Rumpfe.

Aus diesen meinen Beobachtungen über den Wirbelbau von Hatteria geht mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit hervor, wie wenig die noch immer ganz allgemein verbreitete Auffassung berechtigt ist, dass jene Wirbel schlechtweg bikonkave oder amphicöle seien. Diese Bezeichnung ist nur für die Rumpfwirbel und nicht ohne eine gewisse Einschränkung statthaft, da die enge Höhlung für die zusammengedrückte Chorda und insbesondere ihre intervertebrale Verengerung und die dadurch herbeigeführte Sonderung in zwei Hälften mit den trichterförmig gegen einander geöffneten Facetten der gewöhnlichen amphicölen Wirbel nicht übereinstimmen. An den Schwanzwirbeln von Hatteria sind aber nicht einmal solche rudimentäre Facetten wie im Rumpfe vorhanden, da sie mit wirklichen, nur central durchbohrten Endflächen versehen sind und diese mit den vollständigen Intervertebralscheiben verwachsen, während die eigentlichen Homologa der Facetten als Chordaspindeln im Knochen des Wirbelkörpers eingeschlossen sind.

Noch ein Wort über das Knochengewebe der Hatteria-Wirbel (Fig. 25—27). Es ist nach allen Seiten von sehr unregelmäßigen Kanälen durchzogen, in denen nur spärliche bindegewebige Reste enthalten sind. Nach Form und Inhalt sind sie weder mit Markhöhlen noch mit Gefäßkanälen zu vergleichen. Auch ist die feste Substanz kein wirklicher Knochen, sondern gleicht nach der Entkalkung einem zellenarmen Knorpel mit eingeschlossenen Knochenmarknestern. In den Schwanzwirbeln sind beide Substanzen gut getrennt, in den Rumpfwirbeln sind sie aber so gemischt, dass der Eindruck eines blasigen Gewebes entsteht. Selbst wenn man darin eine Art von Kalkknorpel erblicken wollte, so wäre doch noch so viel Neues hinzuzufügen, dass der Gegenstand eine eingehendere Untersuchung verdiente. Jedenfalls stellt Hatteria auch in ihrer Knochensubstanz eine vollständige Ausnahme unter allen lebenden Amnioten dar.

Einiges über den Wirbelbau anderer Wirbelthiere.

Meine Untersuchungen über den Wirbelbau der übrigen Reptilien beschränken sich darauf, einzelne Bestätigungen und Ergänzungen der Befunde bei den Sauriern zu liefern.

Bei den Föten einiger Schlangen (Coronella laevis, Hydrophis fasciatus) fand ich die senkrechten Kanäle wieder, die bei Lacerta so bestimmt die Grenze zwischen den doppelten Bögen angeben. Auch die Beziehungen zwischen den Wirbelkörpern und den Intervertebralringen sind die gleichen. Ob aber die Spaltung der letzten Rippen und nächstfolgenden Seitenfortsätze auf dieselbe Doppelanlage wie bei den Sauriern zu beziehen sind, habe ich in Ermangelung genügenden Materials nicht entscheiden können. — Von den Schildkröten weiß ich nichts anzuführen, was zum Verständnis des Wirbelbaues anderer Wirbelthiere beitragen könnte; dagegen ergab die Untersuchung der Krokodile einige bemerkenswerthe Aufschlüsse.

An Embryonen und jungen Föten standen mir solche von Crocodilus palustris, sowie ältere Föten von Crocodilus vulgaris zur Verfügung; dazu kamen noch junge Alligator lucius von circa 60 cm Länge zur Untersuchung. Im Vergleich zu den Sauriern zeigen sie folgende Eigenthümlichkeiten. Die Wirbelkörper, ebenfalls fadenrollenförmig, bestehen sehr frühe und durchweg aus einem echten Hyalinknorpel, in dem die innere Verkalkung auftritt, bevor ein Periostknochen entstanden ist (vgl. RATHKE, 17a). Eine Sonderung der primären Wirbelkörper von den Bogenbasen habe ich nicht gesehen. Die Chorda atrophirt sehr frühe und in etwas älteren Föten finden sich von ihren vertebralen Abschnitten nur die terminalen Fäden in den noch nicht verknöcherten Epiphysen. Wahrscheinlich betheiligt sie sich, im Gegensatz zu den Sauriern, an der Verknöcherung des Wirbelkörpers so wenig wie bei den Vögeln und Säugethieren.

Intervertebral besitzen die Krokodilföten ähnliche faserige Ringe, bez. Scheiben wie die Saurier, die sich aber nicht in Gelenkköpfe verwandeln, sondern als Menisci zeitlebens selbständige Wirbeltheile bleiben[1]. Im Schwanz sind ihre beiden Endflächen etwas vertieft, später beinahe plan (Fig. 29, 30), im Rumpf wie die Wirbelkörper etwas procöl. Nur ist zu beachten, dass die Procölie der Saurierwirbel durch den Anschluss der Menisci an die Wirbelkörper und die dadurch herbeigeführte Entwicklung eines ersten Gelenkkopfes eine andere Bedeutung hat als die Procölie eines Krokodil- oder eines Säugethierwirbels. In den jüngsten von mir untersuchten Föten von Crocodilus palustris ragt der noch ringförmige Meniscus konvex über die Wirbelkörper vor, und seine äußeren Faserschichten verlaufen koncentrisch zu dieser Konvexität, krümmen sich aber in der Tiefe in umgekehrter Richtung, konkav nach außen (Fig. 29). Nach der ganzen Form und dieser Faserung, sowie nach dem Zusammenhang der äußeren Schichten mit dem Periost ist dieser Meniscus gleich dem Intervertebralring + Außenwulst von Lacerta. Dies wird auch dadurch bestätigt, dass noch im Fötalleben der Krokodile ein äußerer, fester Ring sich von dem übrigen Meniscus ablöst, der alsdann tief eingeschnürt erscheint (Fig. 30). Diesen zuerst von GEGENBAUR (11) für die Brustwirbel der Krokodile beschriebenen Ring habe ich an allen Wirbeln gefunden; nur hat er im Allgemeinen keine so scharfe innere Kante wie an den Brustwirbeln.

Die Faserbildung des Meniscus der Krokodile ist in den Außenschichten sehr deutlich, nach innen geht sie in eine Art von Faserknorpel über. In seinem Centrum ist ein spindelförmiger Rest der Chorda noch im späteren Fötalleben vorhanden, obgleich doch ihre Zusammenschnürung gerade intervertebral beginnt. Selbst in den Menisci des jungen Alligator habe ich eine centrale Höhlung angetroffen, die vielleicht von jenem Chordarest abzuleiten ist.

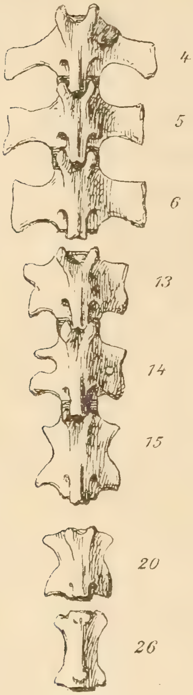
Von den Doppelbildungen der Bögen und Seitenfortsätze habe ich im Schwanz der Krokodile nichts wahrgenommen. Dagegen halte ich allerdings die zweiköpfigen vorderen Rippen dieser Thiere (Fig. 31) für richtige Homologa der doppelten Seitenfortsätze der Saurier, deren rudimentäre Abgliederung (s. p. 360) nur weiter ausgeführt zu werden braucht, um »zweiköpfige Rippen« zu ergeben. Der Einwand, dass die beiden Rippenköpfe der Krokodile über einander, jene Seitenfortsätze hinter einander liegen (vgl. Fig. 17 und 31), hat keine Bedeutung mehr, seit ich zeigte, dass die letzteren beim Übergang in die Sacralgegend sich thatsächlich in dieselbe Lage verschieben, welche die Rippenköpfe einnehmen (Fig. 24). Andererseits giebt es genügende Gründe gegen die Ansicht, dass die Zweiköpfigkeit dieser Rippen nur aus einer Spaltung eines einfachen Seitenfortsatzes hervorging. Auf dem Querdurchschnitt Fig. 31 sieht man die uns schon von den Sauriern her bekannte Grenzzone zwischen der Basis und dem Stamm des oberen Wirbelbogens, die in der vorderen Rumpfgegend der Krokodile bekanntlich dauernd knorpelig bleibt. Die beiden höckerförmigen Rippenträger (Querfortsätze der Autt.) liegen über und unter dieser Grenzzone, die, nach Allem zu urtheilen, schon der Abgliederung der oberen Bögen der Stegocephalen zu Grunde lag. Der obere Rippenträger sitzt also am Stamm, der untere an der Basis des Wirbelbogens. Dass nun der vermeintliche einfache Seitenfortsatz Anfangs jene Grenzzone überdeckt, ist eben so unwahrscheinlich, wie dass ein Ast von ihm darüber weg wanderte.

---

[1] Die unverkennbare Homologie aller dieser Intervertebralscheiben rechtfertigt es, sie insgesammt Menisci zu nennen.

Wichtiger als dieses Argument ist aber der von mir schon vor Jahren gebrachte unmittelbare Nachweis, dass die ähnlichen zweiköpfigen Rippen der Urodelen aus Doppelanlagen hervorgehen und in dieser Weise sich im ganzen Rumpf und im Sacrum entwickeln (13a), denn dadurch ist der Beweis erbracht, dass die zweiköpfigen Rippen des Rumpfes wirklich Dasselbe sind wie die unzweideutigen doppelten Fortsätze im Schwanz der Saurier. Freilich entstehen die Doppelrippen der Urodelen an scheinbar ganz einfachen Wirbelbögen; denn selbst die von mir entdeckte Thatsache, dass sie aus je zwei Spangen hervorgehen, kann die Homologie mit den Doppelbögen der Saurier nicht sichern, da der hintere Bogen statt einer knorpeligen nur eine bindegewebige Grundlage hat (12). Dagegen kann ich jetzt hinzufügen, dass wenigstens der erste Wirbelbogen von Salamandra sich aus zwei Knorpelspangen zusammensetzt, die genau eben so wie die zwei ungleichen Spangen der folgenden Wirbel ein Nervenloch zwischen sich offen lassen. Für sich allein würde diese Thatsache nicht so schwer wiegen; da jedoch die Saurier uns lehren, dass alle ihre Wirbelbögen auf Doppelbildungen zurückzuführen sind, dürften jene noch spärlichen Befunde an den Urodelen nicht bedeutungslos sein.

Endlich habe ich noch vorläufig angezeigt, dass auch bei den Säugern doppelte Seitenfortsätze vorkommen. Zuerst fand ich sie bei ganz jungen Embryonen von Ovis aries, kenntlich an schmalen Spalten, die nicht nur in den breiten Seitenfortsätzen verlaufen, sondern noch bis in die sekundären Wirbelkörper eindringen, also eine Duplicität der Wirbelbögen andeuten (Fig. 32). An wenig älteren Embryonen sind sie bereits spurlos verschwunden. Beuteljungen von Didelphis quica von 1,5 cm Länge und Föten von Lepus cuniculus zeigen eigentlich nicht viel mehr als am fertigen Skelett zu sehen ist; wichtig ist aber trotzdem der Nachweis, dass die kurzen Flügel, die an den beiden Enden der längeren Schwanzwirbel vorkommen, genau dieselbe frühe und knorpelige Anlage haben wie die gabelförmigen oder selbst einfachen breiten, und meist durchbohrten Fortsätze eines oder einiger der vorderen Schwanzwirbel (Fig. 34, 35). Denn Anfangs, bevor jene hinteren Wirbel sich verlängern, sitzen ihre Flügel ebenfalls wie eine breite Gabel dicht zusammen, um erst allmählich aus einander zu rücken und dadurch als Seitenfortsätze unkenntlich zu werden. Den vollkommensten allmählichen Übergang jener Flügel zu den Gabeln und einfachen Platten der vorderen Schwanzwirbel finde ich bei Myrmecophaga tridactyla (Textfig. 4).



Textfig. 4.
Schwanzwirbel von Myrmecophaga tridactyla; die Zahlen beziehen sich auf die freien Wirbel hinter der Beckengegend.

Dass die Menisci der Säuger mit ihren centralen Chordaresten durchaus denen der Krokodile entsprechen, brauche ich nicht weiter zu erläutern (s. dagegen Gegenbaur, 11, p. 399). Dasselbe gilt für die zweiköpfigen Rippen.

Vergleich des Wirbelbaues der Saurier unter einander und mit anderen Wirbelthieren.

Unter den mitgetheilten Beobachtungen lenken besonders zwei Erscheinungsreihen die Aufmerksamkeit auf sich, 1) die wechselnden Formen der Wirbelkörper und der Intervertebralia und ihre Beziehungen zu einander, 2) die Doppelbildungen an den Wirbeln.

Bezüglich des ersteren Punktes steht es zunächst fest, dass die Fadenrollenform der primären Wirbelkörper und ihre Verbindung durch ringförmige Intervertebralia allen Amnioten und Amphibien und selbst den Fischen, so weit sie Wirbelkörper besitzen, gemeinsam und daher die allererste Form dieser Wirbelthiere ist. Freilich besitzen selbst Hatteria und die Ascalaboten nicht schlechtweg innere Wirbelfacetten, die der äußeren Fadenrollenform entsprechen. Die von Credner beschriebene Palaeohatteria longicauda (6a), der unmittelbare Ahn der recenten Hatteria, hatte aber in der That amphicöle Wirbelkörper mit weiten Facetten für die Chorda und folglich statt der Menisci nur dünne Intervertebralringe, bez. Intervertebralligamente[1], d. h. die nach unserer Kenntnis älteste Form vollständiger Wirbel. Denn die knorpelige Beschaffenheit der Intervertebralringe mancher Selachier und der Urodelen ist eine sekundäre Erscheinung bei den ersteren und bei den letzteren wie bei den Sauriern durch die Gelenkbildung veranlasst.

Aus diesen ältesten Facettenwirbeln der Palaeohatteria entstanden die Wirbel von Hatteria und den Ascalaboten durch eine Verdickung der Intervertebralringe, die in die Facetten einwuchsen, die Chorda entsprechend verengten und bereits die Anfänge der Knorpelbildung zeigen. Hand in Hand damit geht die dauernde Sonderung der primären Wirbelkörper und der Wirbelbögen, sowie die beschriebene Metamorphose der vertebralen Chorda. Bekanntlich finden sich die beiden obigen Stufen der Wirbelbildung auch unter den Urodelen (vgl. Gegenbaur, 10), und zwar als vorübergehende Entwicklungserscheinungen noch bei den Tritonen, um dann zur dritten Stufe überzugehen, die unter den Amnioten zunächst von den Sauriern erreicht wird. Jene Vorstufen sind dort freilich in der Entwicklung nicht so deutlich konservirt wie bei den Tritonen, aber immerhin angedeutet, nämlich theils durch die allererste intervertebrale Erweiterung der Chorda, und dann durch das Einwachsen des Intervertebralringes in die eigentlichen primären Wirbelkörper. Mit dem Schwund der intervertebralen Chorda fällt die Entstehung wirklicher Menisci und die Bildung sekundärer Wirbelkörper zusammen.

Im Allgemeinen schließen sich alle übrigen Amnioten den Sauriern an; immerhin wären folgende Unterscheidungsmerkmale hervorzuheben. Die Verknöcherung beginnt bei den Sauriern und Schlangen periostal und ist auch im Inneren nur theilweise durch Knorpel und Markbildung vermittelt, anderentheils aber eine direkte.

---

[1] Ich schließe dies nicht bloß aus dem Zustande der knöchernen Wirbelkörper von Palaeohatteria, die ja im Leben mehr oder weniger mit Weichtheilen ausgefüllt sein konnten, sondern namentlich daraus, dass die Ränder dieser Knochenhülsen scharf auslaufen, was nur bei weit amphicölen Wirbeln vorkommt, nicht aber dort, wo die Amphicölie durch einwucherndes Intervertebralgewebe beschränkt oder ganz beseitigt ist, wie dies gerade bei Hatteria als der weiter fortgeschritteneren, jüngeren Form stattfindet.

ohne einen vorausgehenden Hyalinknorpel (Mittelstück des primären Wirbelkörpers); ferner ist auch die Chorda an der Knochenbildung betheiligt. Schon bei den Krokodilen, noch mehr bei den Säugern wird der ganze Wirbelkörper rein knorpelig angelegt und verknöchert daher indirekt, ohne Betheiligung der sehr frühe atrophirenden und schwindenden Chorda. Zweitens ist für die Saurier und Ophidier charakteristisch die Verwandlung der Menisci in Gelenkköpfe, während dieselben bei Krokodilen und Säugern zeitlebens erhalten blieben.

So vermitteln die Saurier in ganz eminenter Weise das Verständnis für die Geschichte der Amniotenwirbel. Und in noch höherem Maße geschieht dies hinsichtlich der Doppelbildung gewisser Wirbeltheile. Denn nachdem die zweiköpfigen Rippen im Rumpf und im Sacrum der Urodelen sich als wirkliche Doppelbildungen ergeben haben, konnte aus den doppelten Seitenfortsätzen und rudimentären Rippenanlagen der Saurier, die sich im Sacrum zudem über einander schieben wie jene Rippen, gefolgert werden, dass alle zweiköpfigen Rippen anderer Reptilien, bez. der Krokodile, ebenfalls aus Doppelanlagen hervorgingen. Die Wiederholung gleicher doppelter Fortsätze an den Schwanzwirbeln der Säuger gewährleistet endlich dieselbe Deutung ihrer zweiköpfigen Rippen. — Die Untersuchung der Saurier hat aber noch weitere Aufschlüsse gebracht. Die doppelten Seitenfortsätze und Rippen sind keine isolirten Erscheinungen, vielmehr nur die Folge einer ursprünglichen und nur noch in den Föten der Saurier nachweisbaren Verdoppelung der oberen Bögen, von denen ihre Genese ausgeht.

Aber auch dabei kann die Untersuchung nicht stehen bleiben. Denn wennschon die Duplicität der Seitenfortsätze, die sich am längsten vererbte, auf eine gleiche aber viel früher zu Grunde gegangene Bildung der Wirbelbögen zurückzuführen ist, so musste der Gedanke nahe liegen, in einer eben so alten Verdoppelung der Wirbelkörper, also des ganzen Wirbels innerhalb eines jeden Körpersegmentes, die Lösung der ganzen Erscheinung zu suchen. Bei den lebenden Sauriern und anderen Amnioten ist ein solcher Nachweis ausgeschlossen; ihre vermuthlichen nächsten Vorfahren, die Stegocephalen, ließen mich jedoch mit einigem Grund erwarten, dass sie die vermisste Auskunft liefern könnten. Ein weiterer Grund, warum ich auf die Beziehungen des Wirbelbaues der lebenden Saurier zu demjenigen der Stegocephalen näher einging, war der, dass in neuerer Zeit seitens der Paläontologen, die sich mit den Wirbelthieren beschäftigen, der ganz ungewöhnliche Wirbelbau der rhachitomen und embolomeren Stegocephalen in einer Weise als Ausgangspunkt der Wirbelbildung von Hatteria und folglich auch aller lebenden Saurier, ja der Reptilien und Amnioten überhaupt hingestellt wurde, dass dadurch die Lehre vom Aufbau der Wirbelsäule in einem ganz neuen Licht erschien. Schon dieser Umstand gestattet es nicht, bei einem Versuch einer Geschichte der Amniotenwirbel die Stegocephalen unberücksichtigt zu lassen.

Eine historische Übersicht der paläontologischen Untersuchungen über die Stegocephalen findet man bei Baur (1), bei Zittel (21) und theilweise bei Hay, einem Schüler Baur's (14).

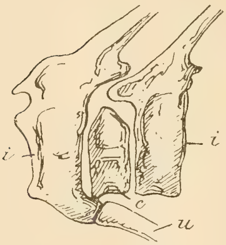
Nachdem schon H. v. Meyer den rhachitomen Wirbelbau von Archegosaurus ganz zutreffend beschrieben und mit dem Stammskelett von Acipenser verglichen hatte, das nur Wirbelbögen, aber keine Wirbelkörper enthält, hat der verdienstvolle Paläontologe Cope über die Beziehungen der Wirbelsäule der rhachitomen und embolomeren Stegocephalen zu denjenigen der Amphibien und Amnioten, also aller lebenden Digitaten[1], eine grundlegende Ansicht ausgesprochen (3), die vielfach als maßgebende gilt, und von der Cope's Anhänger Baur annimmt, dass dadurch »eine neue Ära für das richtige Verständnis der Wirbelsäule« inaugurirt sei. Freilich weichen Gaudry und Fritsch in einzelnen Deutungen von Cope ab, lassen sich jedoch nicht auf so entschiedene und umfassende Vergleiche wie Cope ein, so dass jede Kritik der neuen Lehre ganz naturgemäß an diesen letzteren Namen anknüpfen muss.

Von allen Stegocephalen kommen zunächst nur die am längsten bekannten Rhachitomen und dann die später entdeckten Embolomeren zur Sprache. Ihre Wirbelsäule zeigt neben oberen und unteren Bögen Theile im Umfange der Chorda, die mit Wirbelkörpern nicht ohne Weiteres zu vergleichen sind (vgl. Textfig. 5—8). Die oberen Bögen sind durchweg unverkennbar, da sie wesentlich eben so gebildet sind wie bei Amphibien und Reptilien; sie verschmelzen jedoch meist nicht mit den perichordalen Theilen und bleiben von ihnen getrennt. Eben so deutlich sind die caudalen unteren Bögen in der bekannten Form der »Gabelknochen« (os en chevron, Sparrenknochen); doch erscheinen sie als kontinuirliche Fortsetzungen gewisser größerer oder kleinerer Knochen, meist im Bereich der unteren Hälfte der Chorda, und diese ganzen Skelettstücke, nämlich die Gabelknochen und ihre Träger, heißen nach Cope die Intercentra (Hypocentra nach Gaudry, Fritsch, Zittel, Hay). Die homologen Folgestücke der caudalen Intercentra im Rumpf besitzen keine Gabelknochen, sondern bestehen nur aus dem perichordalen Träger. In den Zwischenräumen zwischen den auf einander folgenden oberen Bögen und Intercentren liegen die perichordalen Centra (Cope) oder Pleurocentra (Gaudry u. A.). Andere Wirbelelemente als die genannten und fossil allein erhaltenen Knochenstücke wurden bei der Vergleichung nicht berücksichtigt. — Die Deutungen Cope's (3) gehen überall von den Intercentren aus, weil diese allein ein ständiges und leicht kenntliches Merkmal besitzen, nämlich die Kontinuität des Gabelknochens mit dem perichordalen intercentralen Stück.

---

[1] So bezeichne ich alle mit Zehenfüßen versehenen Wirbelthiere im Gegensatz zu den Fischen oder Pinnata.

Bei den Embolomeren Cricotus (Cope) und Diplovertebron (Fritsch) sind die Centra und Intercentra (Pleuro- und Hypocentra) ganz gleiche, in der Mitte durchbohrte Scheiben, die mit einander alterniren und sich nur durch ihre Beziehungen zu den Bögen unterscheiden (Textfig. 5). Im Rumpf tragen die Centra die oberen Bögen und die Rippen, die Intercentra keinerlei Bogentheile; im Schwanz sind wiederum die Intercentra durch die Gabelknochen gekennzeichnet, und die oberen Bögen sollen sich dort nach Cope theilweise von den Centren auf die Intercentren verschieben. — Nachdem Cope die Menisci von Hatteria gefunden hatte (3), erklärte er sie für Homologa der ähnlichen Intercentra der Embolomeren, so dass, wie Baur sich ausdrückt, die rudimentären unteren Bogenbasen im Rumpfe von Hatteria als ventrale Verknöcherungen dieser scheibenförmigen Intercentra und daher nothwendigerweise die caudalen Gabelknochen als Auswüchse derselben aufzufassen wären. Die Wirbelkörper von Hatteria müssten folglich Centra sein, und daher eben so die Wirbelkörper aller übrigen Amnioten.



Textfig. 5.
Wirbel von Diplovertebron punctatum (nach Fritsch). *i*, Intercentrum; *c*, Centrum; *u*, unterer Bogen.

Bei den Rhachitomen (Eryops, Archegosaurus etc.) sind die ebenfalls durch die caudalen Gabelknochen bestimmten Intercentra nach oben rinnenförmig aufgebogen, so dass ihre Enden die Basen der oberen Bögen erreichen; das Centrum liegt jederseits, also in jedem Wirbelsegment paarig, als flacher und kleinerer perichordaler Knochen zwischen den oberen Bogenbasen (Textfig. 7, 8). — Nach Cope wären die rhachitomen Wirbel die älteren Formen, die sich so in die embolomeren Scheiben verwandelten, dass jedes rhachitome Intercentrum und jedes Paar der Centra um die Chorda ringförmig herumwüchsen.

Das Merkmal des kontinuirlichen Zusammenhanges der Gabelknochen mit perichordalen Wirbeltheilen bestimmte Cope endlich auch in den Wirbelkörpern der lebenden Amphibien und Teleostier nur Intercentra anzuerkennen, während die Centra, die Homologa der Wirbelkörper der Amnioten, dort vollständig zu Grunde gegangen seien. — Baur und Hay, die Cope's Deutung der Amniotenwirbel als Centra bestätigen, modificiren seine Ansicht über die Amphibienwirbel in so fern, als sie darin neben dem Intercentrum als Haupttheil noch einen Rest des Centrum im Intervertebralgelenk annehmen. In der Hauptsache wird aber dadurch nichts geändert.

An dieser ganzen Darstellung muss vor Allem das Ergebnis befremden, dass die Wirbel der verschiedenen recenten Wirbelthierklassen nicht homologe Bildungen seien. Dieser Eindruck des Befremdlichen steigert sich noch, wenn man überlegt, dass man dabei nicht stehen bleiben kann, sondern auf demselben Wege der Vergleichung zu noch auffälligeren Widersprüchen gedrängt wird. Das nächstliegende Beispiel dafür bieten gerade die von mir untersuchten Saurier. Aus demselben Grund wie die Amphibienwirbel müssen nach Cope's Grundsätzen auch die Wirbel von Anguis, Pseudopus etc., da sie im Schwanz mit den Gabelknochen ein Continuum bilden, als richtige Intercentra bezeichnet werden, deren zugehörige Centra verloren gegangen wären. Mit anderen Worten: die Schleichen besäßen keine Homologa der Wirbel ihrer nächsten Verwandten, der Lacerten, sondern ihre Wirbelkörper sammt Gabelknochen (Intercentra) wären nur eine weitere Ausbildung der rahmenförmig verwachsenen Gabelknochen von Lacerta (Intercentra).

Man wende mir nicht ein, dass die Gabelknochen von Anguis und Pseudopus erst sekundär mit den Wirbelkörpern verschmelzen, und dass folglich dieser Zusammenhang nicht der Definition der Intercentra entspricht, die als ursprünglich einheitliche Bildungen gedacht sind (s. o. Baur). Denn ich wüsste nicht, woher diese nur aus der Entwicklungsgeschichte unmittelbar zu entnehmende Thatsache den genannten Forschern bekannt sein könnte; und selbst diese Kenntnis vorausgesetzt, könnten sie dieselbe nicht ohne auffällige Inkonsequenz zu ihren Gunsten anführen, da sie genau dasselbe, nämlich die selbständige Anlage der unteren Bögen und ihre spätere Verschmelzung mit den Wirbelkörpern bei den Amphibien, gegen meine bestimmten Angaben und ohne weitere Gründe bezweifeln oder schlechtweg negiren (1, 3). Sollte trotzdem, um den angegebenen Schwierigkeiten zu entgehen, für Anguis, Pseudopus und andere Reptilien eine Ausnahme gemacht werden, so wäre dies die reinste Willkür; im entgegengesetzten Fall bleibt aber die ungeheuerliche Konsequenz unvermeidlich, die ich vorhin anführte.

Dieses Dilemma führt uns zu der Frage nach der Berechtigung der grundlegenden Definitionen COPE's und BAUR's. Die behauptete Homologie aller beschriebenen Intercentra beruht ausschließlich auf der Annahme, dass die Kontinuität der Gabelknochen mit den darüberliegenden perichordalen Wirbelstücken ihre genetische Einheit bedeute, so dass die letzteren eine Erweiterung der Basen der Gabelknochen oder umgekehrt die Gabelknochen Auswüchse jener perichordalen Theile darstellen. Irgend eine Begründung dieser Annahme habe ich nirgends gefunden, weder für die Stegocephalen noch für die lebenden Saurier, an denen unsere Forscher doch eigene Untersuchungen vornahmen. Dagegen kann ich auf Grund meiner Beobachtungen über die Entwicklung der Saurierwirbel als Thatsache verzeichnen, dass eine genetische Einheit ihrer sogenannten Intercentra, nämlich der Menisci oder der ihnen homologen Gelenkköpfe und der unteren Bögen gar nicht besteht, dass diese Theile vielmehr eben so deutlich gesondert entstehen wie die oberen Bögen und die Wirbelkörper, und dass zum Überfluss die unteren Bögen ursprünglich dem nächstfolgenden vertebralen Abschnitte angehörten, diese ihre normale Lage aber nur bei den Fischen und Amphibien beibehielten, bei den Amnioten dagegen erst durch eine Verschiebung und ein Aufgeben ihrer ursprünglichen Lagebeziehungen intervertebral wurden.

Aus dieser Feststellung folgt also, dass der alle COPE'schen Deutungen bestimmende Begriff des Intercentrum in seiner Allgemeinheit unhaltbar und daher die darauf gegründeten Schlüsse hinfällig sind. Vor Allem ist der anstößige Satz, dass die Wirbelkörper der Amphibien und Amnioten heterogene Dinge seien, wieder zu beseitigen. Ferner ist es aus demselben Grunde selbstverständlich, dass der Name Intercentrum im alten Sinne wenigstens in der

Anatomie der lebenden Wirbelthiere nicht mehr gebraucht werden kann. Denn wollte man auch das Intercentrum nunmehr in seine beiden Komponenten, die unteren Bögen und die mit ihnen verbundenen perichordalen Stücke zerlegen und darauf etwa nur für die letzteren allein den Namen Intercentrum beibehalten, so müsste doch dieses letztere vor Allem anatomisch so definirt sein, dass darauf hin seine Homologisirung in den verschiedenen Formen möglich wäre. Dies ist aber bisher nicht geschehen; es wurde nicht einmal danach gefragt, ob die verschiedenen als Centra und Intercentra bezeichneten Stücke der lebenden Thiere, z. B. die Wirbelkörper der Amphibien und die Intervertebralringe oder Menisci der Amnioten überhaupt unter sich vergleichbar seien, sondern ihre Homologie bloß auf Grund äußerer Ähnlichkeit mit gewissen fossilen Skelettheilen behauptet. Wohin ein solches Verfahren führt, haben wir gesehen; dass dies so nicht bleiben kann, liegt für den vergleichenden Anatomen auf der Hand.

Zweifellos war Cope im vollen Recht, die Identität der fossilen Wirbeltheile durch bequeme Namen zu sichern, auch ohne dass ihre anatomische Bedeutung gleich erkannt werden konnte. Desshalb war aber auch mit jenen Namen ein bestimmter anatomischer Begriff nicht verbunden. Sobald aber die verwandtschaftliche Beziehung zwischen diesen Stücken und der Wirbelsäule lebender Thiere aufgesucht werden sollte, konnte dies nur auf Grund von beiderseits gleichen allseitigen Form- und Lagebeziehungen der Theile geschehen. Und da diese Beziehungen nur bei den lebenden Thieren vollständig bekannt oder unmittelbar nachweisbar waren, bei den fossilen Stegocephalen aber nicht, so war es eine selbstverständliche Forderung, dass nur aus dem Bekannten das Unbekannte, aus der Anatomie der lebenden Thiere diejenige der fossilen gedeutet wurde. Statt dieser Forderung zu genügen, hat aber Cope in einer vielleicht verzeihlichen Überschätzung des so merkwürdigen fossilen Materials nur nach einem rein äußerlichen und willkürlich bestimmten Merkmal (Verbindung der Gabelknochen) Vergleiche angestellt, die einestheils zu dem bereits zurückgewiesenen ungeheuerlichen Ergebnis führten, anderentheils aber über den wirklichen Aufbau und die Geschichte des Amniotenwirbels keine weitere Auskunft lieferten, als dass seine wichtigste vertebrale Anlage aus zwei Knochenplättchen (Centra) bestände, von unbekannter geweblicher Herkunft und von unbekannten Beziehungen zu einem primären Wirbelkörper, zu einem Intervertebralring und zu den Bögen!

Nachdem einmal die Stegocephalen als Vorfahren der Amphibien und, durch Vermittelung der Rhynchocephalen und Pelycosaurier, auch der Amnioten anerkannt sind, hat der Vergleich des beiderseitigen Stammskeletts vor Allem mit der Frage zu beginnen: welche anatomische Bedeutung haben die fossilen Wirbelreste der Stegocephalen im Hinblick auf den primären oder sekundären Wirbelkörper und auf den Intervertebralabschnitt der lebenden Formen?

Beginnen wir mit den Embolomeren (Textfig. 5). Ihre in jedem Segment doppelten Wirbelscheiben imponiren ohne Weiteres als unter sich gleichwerthige Wirbelkörper; dafür spricht ihre große Übereinstimmung unter einander und mit anderen kurzen Wirbeln, z. B. von Ichthyosaurus, und andererseits die Unwahrscheinlichkeit anderer Deutungen, nämlich der einen Scheibe als Wirbelkörper, und der anderen als Meniscus oder beider als Hälften eines getheilten Wirbelkörpers. Eine solche Spaltung kommt allerdings bei manchen Sauriern vor, aber nur an verlängerten Schwanzwirbeln, und ferner durchsetzt sie außer dem Wirbelkörper auch die oberen Bögen (s. p. 361). Das Fehlen aller dieser Merkmale bei den Embolomeren schließt jede Wahrscheinlichkeit aus, dass wir es bei ihren Wirbelscheiben mit den Spaltungsprodukten einfacher Wirbel zu thun haben. Auch Cope und Baur haben diese Hypothese zurückgewiesen, allerdings ohne Angabe von Gründen. Ich brauche kaum hinzuzufügen, dass eine solche Annahme auch für die Geschichte des Wirbels belanglos wäre, da die Spaltung erst am fertigen Wirbel auftritt. Eben so wenig glaubhaft ist es, dass während die bogentragende Scheibe[1] unzweifelhaft ein Wirbelkörper ist, die andere einen Meniscus wie die gleichnamige Bildung der Amnioten vorstellte; denn als knöchernes Gebilde wäre sie mit der Funktion eines

---

[1] Da Cope gerade die bogentragenden Scheiben des Schwanzes für die Homologa der Menisci erklärt (s. o.), so hielt Hay für nothwendig, darauf hinzuweisen, dass auch bei den Amnioten die oberen Bögen intervertebral (intercentral) säßen, und erst sekundär sich auf die Wirbelkörper (Centra) verschöben. Er beruft sich dabei auf Gegenbaur und Hoffmann (14). Beide haben aber bloß missverständlich die knorpeligen Enden des Wirbelkörpers zum »Intervertebralknorpel« gerechnet, indem sie die wirklichen Grenzen der Intervertebralscheibe übersahen. Doch selbst wenn Gegenbaur mit seiner Bemerkung Recht hätte, so würde er gegen Hay und nicht für ihn zeugen; denn er spricht von einer Verschiebung des Bogens von der Mitte des Wirbels auf den davorliegenden Intervertebralknorpel, behauptet also das Gegentheil dessen, was Hay für seinen Beweis bedarf.

Meniscus schlecht in Einklang zu bringen. Allenfalls könnte man daran denken, dass sie als Wirbelkörper dennoch der Vorläufer eines wirklichen Meniscus war, dieser also einen rudimentären Wirbelkörper darstellt. Indessen ist beides durch die Entdeckung der Palaeohatteria durch Credner (6a) völlig gegenstandslos geworden. Denn wie wir sahen, besaß dieser Vorläufer unserer Hatteria in der That vollkommen amphicöle Wirbelkörper mit dünnen Intervertebralligamenten statt der Menisci, wie sie auch durch den Wirbelbau der verschiedenen lebenden Saurier als dessen Vorstufe erschlossen werden konnten.

Waren also die embolomeren Stegocephalen in der That Vorfahren der Rhynchocephalen, so musste auf dem Wege von jenen Stegocephalen bis zur Palaeohatteria je eine Wirbelscheibe jedes Segmentes, statt sich in einen Meniscus zu verwandeln (Cope), vielmehr vollständig verschwinden, so dass an ihrer Stelle ein einfaches ringförmiges Intervertebralligament zurückblieb, wie solche ja alle embolomeren Scheiben verbunden haben mussten. Der Meniscus von Hatteria und alle seine Homologa bei den übrigen Amnioten entstanden also innerhalb der recenten Formen (vgl. die Ascalaboten) und können nicht von irgend welchen Wirbelscheiben der embolomeren Stegocephalen abgeleitet werden. Indem aber auf diese Weise der wichtigste Vergleich Cope's sich als irrig erweist, bleibt für die Beziehungen jener embolomeren und der Amniotenwirbel nur noch die Möglichkeit übrig, dass die Doppelscheiben sich zu dem einfachen Amniotenwirbel verbanden und dabei die von mir beschriebenen Merkmale einer Verdoppelung an den Bögen und Seitenfortsätzen der Saurier zurückließen.

Um nun die Wahrscheinlichkeit der Verschmelzung solcher Doppelwirbel zu einfachen Wirbeln zu erhärten, veranlasste ich vor einigen Jahren Herrn Dr. L. Schmidt, die Wirbelsäule von Amia calva zu untersuchen, die bekanntlich in den meisten caudalen Segmenten je zwei Wirbelscheiben, weiter vorn dagegen, im Anfange des Schwanzes und im Rumpfe nur einfache Wirbelkörper besitzt. Die Untersuchung bestätigte meine Voraussetzung: einmal ergaben sich die caudalen »embolomeren« Scheiben als richtige Wirbelkörper, von denen je der vordere nur ausnahmsweise vollständige, in der Regel rudimentäre Bögen, der hintere Wirbelkörper umgekehrt in der Regel vollständige Bögen besitzt. Zweitens zeigte sich, dass neben ganz unzweideutigen einzelnen Verschmelzungen innerhalb der Reihe der embolomeren Wirbel, die einfachen vorderen Wirbel im

Wirbelkörper freilich keine Spur der Verdoppelung enthalten, vor den oberen Bögen aber dieselben Bogenrudimente tragen, die im Schwanze den vorderen embolomeren Wirbel kennzeichnen. Daraus durfte die Thatsache erschlossen werden, dass die einfachen vorderen Wirbel von Amia durch Verschmelzung aus den gleichen Doppelwirbeln hervorgehen, wie sie im Schwanze dauernd erhalten bleiben (18).

Die Verwerthung dieser Thatsachen für die Stegocephalen wird dadurch erleichtert, dass die für Amia angegebene Rückbildung der Bögen an je einer embolomeren Scheibe jedes Segmentes sich bei den embolomeren Stegocephalen wiederholt; andererseits wird die Homologie der beiderseitigen embolomeren Wirbel dadurch wieder eingeschränkt, dass die Rückbildung bei Amia den vorderen, bei Cricotus und Diplovertebron den hinteren Wirbel jedes Segmentes betrifft. Immerhin bliebe die allgemeine Übereinstimmung so weit bestehen, dass der hypothetische Übergang der embolomeren Stegocephalenwirbel in die Amniotenwirbel ganz wesentlich an Wahrscheinlichkeit gewinnt. In einer neuesten Publikation nimmt auch Hay eine vollständige Übereinstimmung in der Wirbelbildung der Ganoiden und Stegocephalen an, bestreitet aber gleichzeitig auf Grund embryologischer Untersuchungen an Amia die Richtigkeit der Schmidt-schen Darstellung von der Verschmelzung embolomerer Wirbel zu einfachen Wirbeln.

Nach Hay entspricht an jedem Paare der embolomeren Schwanzwirbel von Amia der vordere, keine eigentlichen Bögen tragende Wirbelkörper einem Centrum (Pleurocentrum), der hintere bogentragende einem Intercentrum (Hypocentrum) der Stegocephalen. Jeder dieser Körper, die übrigens von Hay weder als amphicöle Wirbelkörper beschrieben noch so genannt werden, entsteht von vier Knorpelstücken aus, das Intercentrum von zwei oberen und zwei unteren vollkommenen Wirbelbögen, das Centrum von vier eben so gelagerten aber viel niedrigeren »Intercalarknorpeln«. Es ist aber von vorn herein klar, dass diese letzteren Knorpel, die an der Herstellung ihrer Wirbelscheibe (Centrum) genau eben so betheiligt sind wie die vier »Bögen« an der intercentralen Scheibe (s. u.), und die auch gelegentlich, wie aus Schmidt's Aufsatz zu ersehen ist (18, Fig. 1), zu vollständigen Bögen auswachsen, ebenfalls als wirkliche Bögen anzusprechen sind, die nur in der Regel rudimentär bleiben. Die vier Bogenpaare umwachsen jedoch die Chorda nicht, dies thun vielmehr nach HAY nur ihre Periostknochen, die sich über die Bogenbasen hinaus erstrecken[1].

Im Schwanz vereinigen sich die vier centralen und die vier intercentralen periostalen Knochenplatten jedes Segmentes ringförmig um die Chorda und bilden so die zwei zusammengehörigen Wirbelringe Centrum und Intercentrum. Im Rumpfe schieben sich dagegen die rudimentären dorsalen Intercalarbögen unter die folgenden oberen Bögen und heben sie von der Chorda ab, verschmelzen wohl auch mit ihnen (HAY, Fig. 10), was die ventralen Intercalarbögen mit den zugehörigen unteren Bögen durchweg thun. In Folge dessen kämen dorsal nur die periostalen Knorpelplatten der Intercalarbögen oder eben die Centra, ventral nur die Platten der unteren Bögen oder die Intercentra zur Entwicklung, während die anderen Knochenplatten ausfallen. Die zwei centralen und die zwei intercentralen Platten jedes Segmentes bilden je einen Halbring, und beide Halbringe verwachsen um die Chorda zu einem ganzen Ring oder dem vollständigen Wirbelkörper. Dieser entsteht also aus einer centralen oberen und einer intercentralen unteren Hälfte, die nach Ursprung und Lage den rhachitomen Stücken anderer fossiler Amiaden entsprächen. Eine Verschmelzung von zwei ganzen Wirbelringen, wie sie SCHMIDT für die Rumpfwirbel von Amia calva angegeben habe, finde demnach nicht statt; diese seien vielmehr eben so wie die embolomeren Scheiben des Schwanzes direkt von einem rhachitomen Bau abzuleiten.

Da die Stegocephalen in der Wirbelbildung mit den Amiaden übereinstimmten, so gelte für sie dieselbe Auffassung des Ursprungs und des Zusammenhanges rhachitomer und embolomerer Wirbel. Hinsichtlich der Beziehungen dieser Wirbel zu denen der recenten Digitaten schließt sich HAY der Theorie COPE's an, mit der Einschränkung, dass das Centrum der Amphibien nicht ganz verloren geht, sondern im Intervertebralknorpel erhalten bleibt, wodurch natürlich ihr Gegensatz zu den Amnioten mit dem intercentralen Intervertebralstück nicht aufgehoben wird. Der Schwerpunkt von HAY's Darstellung liegt daher in der Entwicklungsgeschichte der Amiawirbel, die er zu

---

[1] Anfangs befindet sich nach HAY ein dichtes Bindegewebe zwischen der Bogenbasis und der Chorda, später ist es aber verschwunden, so dass die Bögen die Chorda unmittelbar berühren. Diese merkwürdige Erscheinung hat HAY nicht weiter beachtet oder zu erklären versucht; sie zeigt aber, dass die spärlichen von ihm beigebrachten embryologischen Thatsachen noch einer ganz wesentlichen Ergänzung bedürfen.

Gunsten der von Cope und Baur vertretenen Auffassung des Wirbelbaues der Stegocephalen zu verwerthen sucht. Ich halte aber seine Schlussfolgerungen nicht für begründet.

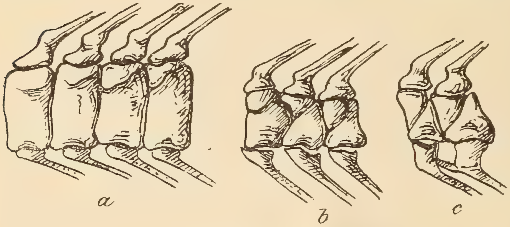
Seine thatsächlichen Beobachtungen laufen darauf hinaus, dass die einfachen Wirbel von Amia genau dieselben doppelten Anlagen haben wie ein jedes embolomere Wirbelpaar des Schwanzes, nämlich die vier vollständigen und die davor liegenden vier rudimentären Knorpelbögen. Dies ist aber nichts weiter als eine embryologische Bestätigung von Schmidt's Angaben über die fertigen Wirbel. Neu ist nur die weitere Beobachtung Hay's, dass an den einfachen Wirbeln das vordere obere Bogenrudiment sich etwas unter die hintere Bogenbasis schiebt. Bei seiner Deutung legt aber Hay den Nachdruck nicht auf diese unverkennbare Homologie der einfachen und der embolomeren Doppelwirbel von Amia, sondern auf den Umstand, dass die Verknöcherungen im Rumpfe, ohne die embolomere Stufe zweier getrennter Knochenringe zu durchlaufen, aus rhachitom angeordneten Stücken gleich in einen einfachen Ring übergehen. Dieses entwicklungsgeschichtliche Beweisverfahren ist mir aber ganz unverständlich. Keine embryologische Rückbildung — und die Verwandlung einer Doppelanlage in einen einfachen Theil ist eine solche Rückbildung — vollzieht sich erst nachdem alle Stufen der normalen Entwicklung vorher durchlaufen sind; der Ausfall einiger späterer Stufen ist vielmehr die allgemeine Regel. Der Umstand, dass die bei Amia durchweg vorhandenen doppelten Wirbelanlagen im Rumpfe nicht zu der normalen Vollendung, d. h. zu einer embolomeren Wirbelbildung gelangen, sondern vorher eine neue Entwicklungsrichtung zur Herstellung von einfachen Wirbeln einschlagen, erweist daher nicht etwa die Bedeutungslosigkeit jener Doppelanlagen, sondern vielmehr, dass die stammesgeschichtliche Entwicklung von ihnen ausging, um erst sekundär zur Bildung einfacher Wirbel überzugehen. Andererseits zeigt die Entwicklung der caudalen Wirbel von Amia den ganzen ursprünglichen Bildungsgang eben derselben Doppelanlagen zu ebenfalls doppelten, d. h. embolomeren Wirbeln. Jene Rückbildung, bez. Verschmelzung der Doppelanlagen des Rumpfes zu einfachen Wirbeln ist aber genau das, was Schmidt behauptet hat und was allein aus Hay's Beobachtungen gefolgert werden kann. Wenn dabei, wie Hay meint, ein rhachitomes Stadium interkurrirt[1], so wäre die korrekte Schlussfolgerung gewesen, dass die rhachitome Wirbelform gewissermaßen den Übergang von embolomeren zu einfachen Wirbeln bildete. Diese Folgerung wäre allerdings das gerade Gegentheil von der allgemeinen Ansicht der Paläontologen, nämlich dass die embolomere Wirbelform aus der rhachitomen hervorging; trotzdem lässt sich jene Priorität der embolomeren Wirbelform, auch abgesehen von HAY's Angaben, ganz wohl begründen.

---

[1] Es ist aus dem Text und den Abbildungen von Hay nicht zu ersehen, ob diese Behauptung auf einer direkten Beobachtung beruht.

SCHMIDT hat bereits darauf hingewiesen, dass die fossilen Amiaden Eurycormus und Euthynotus zum Unterschied von Amia, mit der sie doch die embolomeren Schwanzwirbel gemein haben, im Rumpfe rhachitome Wirbel besitzen. Er schloss aus diesem Nebeneinander der rhachitomen Rumpfwirbel und der embolomeren Schwanzwirbel, dass die Rhachitomie ein Umbildungsprodukt des embolomeren Wirbelbaues und dieser folglich die ältere Bildung sei. HAY hat dies ganz missverstanden, wenn er dagegen anführt, dass Amia calva als der jüngste Amiade unmöglich die älteste, nämlich die embolomere Wirbelform behalten haben könnte; denn SCHMIDT's Schlussfolgerung bezog sich doch nur auf die verschiedenen Rumpfwirbel, während die embolomere Wirbelbildung im Schwanz unverändert fortdauerte und daher auch auf Amia überging. Diese Beständigkeit der Schwanzwirbel beruht aber auf einer entwicklungsgeschichtlichen Thatsache, die HAY offenbar übersehen hat. Er bestätigt allerdings die Gleichheit der Wirbelanlagen im Rumpf und im Schwanz von Amia, hält sie aber nicht für embolomere Anlagen, wie es nach meinen obigen Ausführungen selbstverständlich ist, sondern erklärt die embolomeren und die einfachen Wirbel für gewissermaßen divergente Erzeugnisse einer rhachitomen Grundform. Dies widerspricht der bekannten Thatsache, dass die Wirbel des Rumpfes und des Schwanzes, so weit sie verschieden sind, nicht einfach nach ganz verschiedenen Entwicklungsrichtungen divergiren, sondern nur verschiedene Stufen einer stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellen, so dass in der Regel die vorn früher beginnende und schneller fortschreitende Ausbildung an den caudalen Wirbeln mehr oder weniger, vorübergehend oder dauernd zurückbleibt, also ältere Stufen aufweist. In dieser allgemeinen Regel stimmen die Amnioten, bei denen die Rückbildung von Doppelbildungen der Wirbel im Schwanze weniger fortgeschritten ist als im Rumpfe (s. o. Lacerta, Anguis), mit Amia vollkommen überein.

Auf Grund eben dieser Regel hat SCHMIDT bei den genannten fossilen Amiaden die rhachitomen Wirbel des Rumpfes als die späteren, jüngeren Formen, die embolomeren Wirbel des Schwanzes als die ihnen vorausgehenden älteren Formen bezeichnet, so wie sich bei Amia calva die Vollwirbel des Rumpfes als Verschmelzungsprodukte von Doppelwirbeln ergeben hatten, die im Schwanz unverändert fortdauern. Freilich bleibt hier noch eine Lücke des Beweisverfahrens zurück: aus der Verwandlung embolomerer Wirbel einerseits in rhachitome Wirbel (fossile Amiaden), andererseits in einfache Vollwirbel (Amia calva) kann natürlich nicht ohne Weiteres geschlossen werden, dass die rhachitome Wirbelform thatsächlich die Übergangsstufe von embolomeren zu einfachen Wirbeln sei, die nur im ersten Fall nicht überschritten wurde, im zweiten Fall dagegen unkenntlich wurde oder ausfiel. Schmidt behandelte daher diese Vorstellung vorläufig als eine hypothetische; glücklicherweise findet sich aber eine direkte Bestätigung derselben bei dem fossilen Callopterus agassizi, der in der Originalabbildung von Thiollière (20) einen vollkommen rhachitomen Bau der Schwanzwirbel zeigt, die nach vorn zu sich allmählich in einfache Wirbel verwandeln, indem das vordere obere Stück (Centrum) sich fortschreitend zurückbildet und zuletzt mit dem vergrößerten Intercentrum verschmilzt[1] (Textfig. 6). Durch diesen und die vorhin genannten Befunde ist für die Amiaden der vollständige Beweis geführt, dass ihre Wirbelbildung durch die drei Stufen: embolomere, rhachitome, einfache Wirbel — in dieser Reihenfolge — verläuft. In den fertig entwickelten Thieren sind von diesen drei Stufen stets nur zwei zu sehen: embolomer — rhachitom (Eurycormus, Euthynotus), rhachitom — einfach (Callopterus), embolomer — einfach (Megalurus, Amia); in der individuellen Entwicklung der zwei letzten Gruppen werden aber zweifellos alle drei Stufen vorhanden gewesen sein.



Textfig. 6 *a*, *b*, *c*.
Drei Abschnitte der Wirbelsäule von Callopterus agassizi (nach Thiollière). *a*, Grenze von Rumpf und Schwanz, *b* und *c*, Schwanzgegend.

Diese ganze Diskussion sollte uns nur eine brauchbare Analogie für den hypothetischen Übergang der embolomeren Stegocephalenwirbel in die einfachen Wirbel der Amphibien und Amnioten liefern. Bevor aber diese Analogie — die beiderseits umgekehrte Lage von Centrum und Intercentrum (s. o. p. 380) schließt eine eigentliche Homologie aus — verwerthet werden kann, muss erst festgestellt sein, dass die Wirbel der Stegocephalen und der lebenden Digitaten nach ihrem ganzen Aufbau vergleichbar sind, was wenigstens für die Rhachitomen keineswegs evident ist und nach HAY's Darstellung sogar ganz zweifelhaft wird. Denn indem er eine vollkommene Homologie des Wirbelbaues bei Amiaden und Stegocephalen annimmt, und folglich seine entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse an Amia auch für die letzteren gelten lässt, setzt er nothwendig eine Kluft zwischen diesen fossilen und den lebenden Digitaten, die jeden direkten Vergleich völlig ausschließt.

---

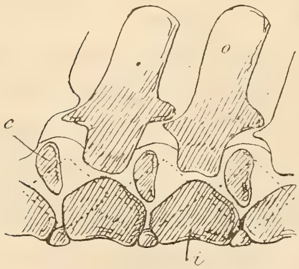
[1] Schmidt hat Callopterus für seine Auffassung nicht zu verwerthen vermocht, weil er sich nur auf die Angabe von Zittel bezog, dass Callopterus ausschließlich rhachitome Wirbel besitze.

Nach HAY bestände die Anlage der Wirbelkörper bei den Stegocephalen, nach Analogie von Amia, aus den vorgeschobenen Periostknochen der knorpeligen Bögen, also aus getrennten und nicht selbständigen Stücken, wobei namentlich eine röhrige Anlage des Wirbelkörpers ausgeschlossen wäre. Da nun Periostknochen ohne ihre Unterlage nicht denkbar sind[1], so muss überall dort, wo isolirte Centra und Intercentra vorliegen, auch der zu Grunde liegende Knorpel vorhanden sein. An den Fossilen lässt sich dies freilich wegen der Zerstörung der Knorpel nicht kontrolliren; die lebenden Digitaten zeigen aber gerade das Gegentheil jener angeblichen Wirbelentwicklung. Bei ihnen ist die Anlage des primären Wirbelkörpers durchaus unabhängig und getrennt von den Bögen, ferner einheitlich röhrenförmig; dem entsprechend besteht sie auch dort, wo es, wie im Rumpfe, in der Regel gar keine unteren Bögen giebt, von denen doch nach HAY die untere Hälfte des Wirbelkörpers angeblich herrührt. Es soll dadurch keineswegs darüber entschieden werden, wie die allererste Wirbelbildung überhaupt, bei irgend welchen Fischen entstand; nur so viel steht fest, dass, wenn HAY's Angaben für die Stegocephalen richtig sind, die Wirbel dieser Thiere mit denen der lebenden Digitaten gar nicht verglichen werden können. Denn bei den letzteren fehlen die isolirten periostalen Wirbelkörperanlagen der Stegocephalen eben so vollständig, wie diesen angeblich der primäre Wirbelkörper abgeht. Hält man umgekehrt daran fest, dass Angesichts der beglaubigten Verwandtschaft beider Gruppen ihr Wirbelbau kein disparater sein könne, dann muss er eben bei den Stegocephalen anders beschaffen sein als Hay annimmt. Die Entscheidung kann demnach nur durch eine erneute Untersuchung der Stegocephalenwirbel erzielt werden, aber nicht auf Grund einer willkürlichen Nomenklatur, sondern nur mit Hilfe unserer anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse.

---

[1] »Knochen« ist an sich nichts weiter als ein allgemeines Gewebe ohne eine eigene bestimmte Form und Begrenzung, das sich überhaupt erst sekundär in einem anderen Grundgewebe (Bindegewebe, Knorpel) entwickelt. Eine morphologische Bedeutung gewinnen die Knochen erst durch ihre Unterlage oder durch Anpassung an andere Theile.

Zuerst mache ich auf eine ursprüngliche Begleiterscheinung des primären Wirbelkörpers aufmerksam, die Hay mit keinem Wort erwähnt, obwohl sie bei Amia eben so bekannt ist wie bei vielen Stegocephalen, ich meine die Amphicölie. Es ist klar, dass eine solche einheitliche Form durch unzusammenhängende, sich nicht einmal berührende perichordale Knochenplatten, wie sie bei den meisten rhachitomen Wirbeln vorkommen, nicht angelegt werden kann; die Amphicölie ist auch keine Leistung der Chorda, sondern, so weit unsere entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse zu urtheilen gestatten, das Ergebnis eines verschiedenen Wachsthums der bogentragenden und festeren vertebralen und der nicht bogentragenden und weicheren intervertebralen Abschnitte einer kontinuirlichen Perichordalschicht. Jedenfalls kann für jene rhachitomen Wirbel behauptet werden, dass, wo in ihnen eine innere Bildung im Sinne einer Amphicölie nachweisbar ist, dieser auch ein einheitlicher primärer Wirbelkörper zu Grunde lag, und umgekehrt: wo eine solche Anlage fehlt, wie angeblich bei denselben Rhachitomen mit ihren isolirten Wirbelelementen, da kann natürlich auch eine Amphicölie nicht bestehen.



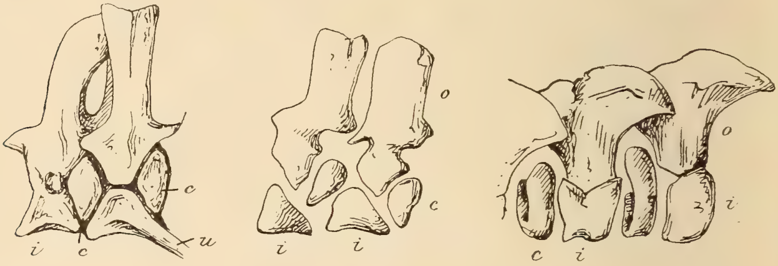
Textfig. 7.
Halbschematische Konstruktion der Wirbel von Chelydosaurus Vranii (nach Fritsch). *i*, Intercentrum; *c*, Centrum; *o*, oberer Wirbelbogen.

Nun erfahren wir aber durch Fritsch (9), dass der rhachitome Chelydosaurus Vranii amphicöle Wirbelkörper besaß, die jedoch nur an der Seite und ventral verknöchert waren, und dass dieser seitlich ventrale Hauptknochen des Wirbels, das Hypocentrum arcuale Fritsch oder Intercentrum Cope, der inneren Amphicölie entsprechend fadenrollenförmig ausgeschweift war (Textfig. 7). Dieses Intercentrum von Chelydosaurus konnte daher als die partielle Verknöcherung eines bereits bestehenden, aber theilweise weichen und daher fossil nur unvollkommen erhaltenen Wirbelkörpers unter keinen Umständen die Anlage irgend eines bestimmten Wirbelelements darstellen, sei es einer embolomeren Wirbelscheibe, eines Meniscus oder eines Amphibienwirbels; sondern es war nur der Anfang einer fortschreitenden geweblichen Veränderung eines vollständigen, ring- oder röhrenförmigen Wirbelkörpers und unter diesem Gesichtspunkt überhaupt kein selbständiger Wirbeltheil. Fritsch bezeichnete daher dieses Intercentrum von Chelydosaurus geradezu als die verknöcherte untere Hälfte eines bikonkaven Wirbels (9, p. 25).

Nach dieser Feststellung wird man die gleichen Intercentra von Archegosaurus, Sphenosaurus, Eryops, Discosaurus etc. kaum anders auffassen können, auch wenn die Amphicölie nicht direkt nachgewiesen, sondern nur aus der ausgeschweiften Form der Intercentra zu erschließen ist. Denn es kann, wie schon Fritsch richtig bemerkte (9, p. 14), aus dem leeren cylindrischen Innenraum der fossilen Wirbelsäule keineswegs ohne Weiteres geschlossen werden, dass er nur von einer cylindrischen Chorda ausgefüllt gewesen ist und mithin ein amphicöler Wirbelkörper gefehlt habe. Berücksichtigt man endlich, dass die Intercentra unserer rhachitomen Stegocephalen ventral unmittelbar zusammenstoßen oder nur durch kleine Keilstücke getrennt werden, so kann es meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen, dass jedes Wirbelsegment dieser Thiere einen vollständigen, aber nur theilweise verknöcherten amphicölen Wirbelkörper mit seinen Bögen darstellt. Wenn daher Fritsch gelegentlich den Hauptknochen dieses Wirbelkörpers oder das Intercentrum schlechtweg einen Wirbelkörper nennt, so ist er — abgesehen von der Inkorrektheit, dass er wider besseres Wissen den Theil fürs Ganze nimmt — durchaus im Recht gegen Cope und seine Anhänger, die darin das Homologon eines unteren Bogens, sei es nebst einem Meniscus (Amnioten) oder nebst einem Wirbelkörper (Amphibien) sehen.

Auf der anderen Seite kann nicht mehr die Rede davon sein, dass die Untersuchungen von Hay auch nur den indirekten entwicklungsgeschichtlichen Beweis dafür erbracht hätten, dass die getrennten vertebralen Knochenplatten der rhachitomen Stegocephalen die Anlagen eines oder zweier embolomeren Wirbelkörper seien. Hätten er und seine Vorgänger Recht, dann fehlte eben die Möglichkeit, die Stegocephalenwirbel irgendwie für die Kenntnis der Genese der recenten Wirbelsäule zu verwerthen; diese Möglichkeit ergiebt sich vielmehr erst aus dem Nachweise des Gegentheils, dass nämlich das Intercentrum eine unselbständige, partielle Verknöcherung eines ganzen amphicölen Wirbelkörpers ist, die sich nur auf die übrigen weichen Abschnitte auszubreiten braucht, um ohne jede morphologische Veränderung einen ganzen knöchernen Wirbelkörper herzustellen.

Eine Schwierigkeit bereiten allerdings noch die paarigen Centra, deren Bedeutung sich nicht sofort ergiebt, und die doch in die Zusammensetzung des durch das Intercentrum gekennzeichneten Wirbelkörpers einzugehen scheinen. Der Versuch von Fritsch, sie als Anlagen von Gelenkfortsätzen zu deuten, ist schon von Baur mit Recht zurückgewiesen worden. Sie können nach den obigen Erörterungen eben so wie die Intercentra nicht die selbständigen Anlagen eines ganzen Wirbeltheils, sondern ebenfalls nur die partiellen Verknöcherungen eines solchen sein, dessen übrige weiche Theile im fossilen Zustande verloren gegangen sind. Vergleichen wir die Lage der Centra in den verschiedenen Arten von Rhachitomen, so lässt sich ein dreifacher Modus derselben feststellen (Textfig. 8—10). 1) Die Centra fügen sich vollkommen in die Ausbuchtung zwischen den oberen Bögen und dem Intercentrum ein, erscheinen also als Theile des bezüglichen einfachen und amphicölen Wirbels (Eryops — Cope, Sparagmites — Fritsch); 2) sie nehmen eine mehr intervertebrale, doch aber bloß seitliche Stellung ein, mit einem gewissen Abstand vom Intercentrum (Chelydosaurus, Cochleosaurus — Fritsch, Sparagmites — Credner, Archegosaurus — H. v. Meyer); 3) sie gehen intervertebral bis an die Unterseite hindurch, berühren oder vereinigen sich dort und bilden so einen halbringförmigen Knochen, ähnlich dem Außenrand einer Scheibe (Archegosaurus — Fritsth, Discosaurus — Credner).



Textfig. 8. Textfig. 9. Textfig. 10.

Textfig. 8, Wirbel von Eryops erythroliticus (nach Cope), Textfig. 9, von Archegosaurus decheni, Textfig. 10, von Discosaurus permianus (nach Credner), *i*, Intercentrum; *c*, Centrum; *o*, oberer Wirbelbogen.

Nach der übereinstimmenden Auffassung der Paläontologen wären diese Verschiedenheiten so zu verstehen, dass 2 und 3 den Übergang des rhachitomen Wirbelbaues zum embolomeren darstellen, indem die paarigen Centra (1, 2) erst zu einem Halbring (3) und dann zum vollständigen Ring und so zur embolomeren Scheibe zusammenwüchsen. Diese Vorstellung ist jedoch für die Centra eben so zurückzuweisen wie es für die Intercentra geschah. Einmal fehlt jeder zwingende Grund für eine solche Ansicht, da mit demselben Recht der Hypothese genau der umgekehrte Weg der Metamorphose angenommen werden kann: von den embolomeren Wirbeln zu der Form 3, 2, 1 der rhachitomen Wirbel, woran sich ganz natürlich der einfache Wirbel anschlösse. Zweitens setzt sich die gegentheilige Anschauung bezüglich der rhachitomen Centra noch viel mehr wie bezüglich der schon besprochenen Intercentra in Widerspruch mit feststehenden Thatsachen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Angesichts der Einkeilung der angeblich ältesten rhachitomen Centra (1, 2) zwischen die anderen Wirbeltheile ist es überhaupt ausgeschlossen, dass sie zu ring- oder röhrenförmigen perichordalen Abschnitten gehörten, ohne die nach Ausweis der Entwicklungsgeschichte eine Wirbelkörperbildung nun einmal nicht zu verstehen ist. Endlich dürfen nach demselben Ausweis den rhachitomen Centra, falls sie die ersten Anlagen von Wirbelkörpern wären, die eigenen Wirbelbögen nicht fehlen, mit denen die Wirbelbildung stammesgeschichtlich und einzelgeschichtlich stets beginnt. Nach meinen Untersuchungen an den recenten Sauriern müssen allerdings schon ihre Vorfahren, eben die Stegocephalen, doppelte Wirbelbogenpaare in jedem Segment gehabt haben; nach einem Blick auf die rhachitome Wirbelsäule ist es aber klar, dass die den Centra zugehörigen Wirbelbögen bereits mit dem anderen Paar verschmolzen gewesen sein müssen, also unmöglich eine neue Wirbelbildung einleiten konnten. Wie soll nun dem allen gegenüber die Bedeutung der rhachitomen Centra als Anfänge neuer Wirbelkörper aufrecht erhalten werden?

Glücklicherweise bedarf es gar keiner besonderen Hypothesen, um für alle angegebenen Schwierigkeiten eine Ausgleichung zu finden. Geht man davon aus, dass die angegebene Reihe der rhachitomen Wirbelbildungen mit dem Anschluss an die Embolomeren einerseits und an die einfachen Wirbel andererseits wirklich vorliegt, und dass die Entwicklungsrichtung von dem einfachen Wirbel aus, wie wir eben sehen, unmöglich ist, so bleibt eben nur die Annahme des umgekehrten Bildungsganges, von den Embolomeren aus, übrig, die denn auch die gewünschte Ausgleichung bringt. Dass gerade Doppelbildungen den Ausgangspunkt für die schließlichen einfachen Wirbel bilden, kann um so weniger Wunder nehmen, als sie schon in den ältesten Zuständen der Wirbelbildung überhaupt, in den doppelten Bogenpaaren der Cyclostomen vorkommen. Dadurch aber, dass an den embolomeren Wirbeln der Stegocephalen die Bögen der hinteren Scheiben oder Wirbelkörper im fossilen Zustande ganz fehlen, also nach der Analogie der Amiaden wahrscheinlich nur in vergänglichen knorpeligen Rudimenten vorhanden waren, ist schon der Zustand der rhachitomen Formen angebahnt, wo dieselben Bögen wohl durch Verschmelzung mit dem anderen Bogenpaar jede Selbständigkeit einbüßten, und die zugehörigen Wirbelkörper successiv zu Scheiben mit nur noch halbringförmiger Verknöcherung (3), dann zu keilförmigen Schaltstücken mit getrennter paariger Verknöcherung (2, 1) herabsanken, um dann durch Verschmelzung mit dem anderen Wirbelkörper völlig zu verschwinden. Diese Vorstellung wird auf das beste dadurch illustrirt, dass Archegosaurus im Schwanz halbembolomere, im Rumpf rein rhachitome Wirbel besitzt (Fritsch), was nach dem Frühergesagten heißt, dass die embolomere Form der rhachitomen vorausging.

Die unter 1 angegebene Rhachitomie nähert sich aber einer einfachen Wirbelbildung bereits so sehr, dass das Zusammenfließen der noch getrennten Theile zu den einfachen Wirbeln, wie sie bei den übrigen reptilienartigen Stegocephalen, den Sauromorphi, ferner den Rhynchocephalen und allen anderen Amnioten vorkommen, kaum noch eine hypothetische genannt werden kann. Diese Herstellung der einfachen Amniotenwirbel aus ursprünglichen Doppelwirbeln erklärt endlich auf das Befriedigendste die merkwürdigen rudimentären Doppelbildungen, die ich zum Theil schon bei den Amphibien, dann bei den Sauriern und anderen Amnioten aufgedeckt habe. Dass dort die Doppelbildung der Wirbelkörper ganz verwischt ist, während sie an den Bögen noch angedeutet bleibt, findet eine Analogie und Erläuterung darin, dass genau dasselbe bei Amia direkt nachweisbar ist.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchung wären also folgende:

1) Die Bildung vollständiger Wirbel mit Wirbelkörper und Wirbelbögen beginnt in der Reihe der Amiaden wie in der Reihe der Stegocephalen und aller lebenden Digitaten mit der embolomeren Form, d. h. mit doppelten Wirbeln in jedem Segment.

2) Die Verwandlung dieser Doppelwirbel in einfache

Wirbel erfolgt vermittels ihrer paarweisen Verschmelzung, nachdem mehr oder weniger beide Wirbel (Ganoiden) oder vorherrschend der hintere von ihnen sich zurückgebildet hat (Digitaten).

3) Die rhachitome Wirbelform ist weder eine ursprüngliche noch eine selbständige Erscheinung, sondern nur eine Übergangsstufe in jenem Verwandlungsprocess.

4) Die Hauptbedeutung des embolomeren Ursprungs der Wirbel liegt für die Digitaten in der Vererbung gewisser Reste der Doppelbildung, nämlich der Bögen und der Seitenfortsätze und Rippen, deren bleibende Formen theilweise nur daraus zu verstehen sind.

Straßburg i/E., im November 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. Baur, Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biolog. Centralblatt. VI. 1886.
2. —— The Stegocephali. Anat. Anzeiger. XI. 1896.
3. Cope, On the Intercentrum of the Terrestrial Vertebrata. Transact. Amer. Phil. Soc. XVI. 1888.
4. —— The Osteology of the Lacertilia. Proc. of Amer. Phil. Soc. XXX. 1892.
5. Corning, Über die sogen. Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morphol. Jahrbuch. XVII. 1891.
6. Credner, Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes. Zeitschr. geol. Gesellsch. XLII. 1881—1890. V. Sparagmites arciger.

6a. —— Die Stegocephalen und Saurier etc. Ebenda. VII. Palaeohatteria longicaudata.

6b. —— Die Stegocephalen und Saurier etc. Ebenda. IX. Discosaurus peruvianus.

7. —— Die Urvierfüßler des Sächsischen Rothliegenden. 1891. Naturwiss. Wochenschr.
8. Ebner, Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. CI. III. 1892.
9. Fritsch, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. II, 1. 1885.
10. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. 1862.
11. —— Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. III.
12. Goette, Über die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Zoolog. Anz. 1894. Nr. 458.

13. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 3. Die Plagiostome. Arch. f. mikr. Anat. XV.
13 a. —— Beiträge zur vergleichenden Morphologie etc. 5. Die Teleostier. 6. Die Rippen der Urodelen. Ebenda. XVI.
14. Hay. On the Structure and Development of the Vertebral column of Amia. Field Columbian Museum. Zoolog. Series. I. 1895.
15. Hyrtl, Über normale Quertheilung der Saurierwirbel. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. X. 1853.
16. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872.
17. Aug. Müller. Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Arch. Anat. Phys. 1853.
17 a. Rathke, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. 1866.
18. Ludwig Schmidt, Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von Amia calva. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.
19. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1854.
20. Thiollière, Description des poissons fossiles prov. de gisements coralliens du Jura dans le Bugey 1854. Taf. X, Callopterus.
21. Zittel. Handbuch der Paläontologie. 1. Abth. Paläozoologie. III. Vertebrata. 1887—1890.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

a, intervertebraler Außenwulst, äußerer Ring des Meniscus der Krokodile;
b, Basis des oberen Wirbelbogens;
ch, Chorda;
d, Dornfortsatz;
f, faserige Außenschicht des Intervertebralringes;
g, Spinalganglien und -nerven;
gr, Grenzzone zwischen Basis und Stamm des oberen Wirbelbogens;
h, helle Innenschicht des Intervertebralringes;
i, Intervertebralring;
i' Gelenkkopf oder Meniscus;
k, senkrechter vertebraler Kanal;
m, künftige Gelenkhöhle;
o, vorderer oberer Wirbelbogen;
o', hinterer oberer Wirbelbogen;
p, primärer Wirbelkörper;
pr, Periostknochen;
r, Rinne des Intervertebralringes;
t, Seitenfortsatz;
u, unterer Wirbelbogen.

Die Längsschnitte 1—15 sind in gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Tafel XV.

Fig. 1. Lacerta viridis. Embryo. vorderer Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 2. Dasselbe, tiefer Durchschnitt unter der Chorda.

Fig. 3. Dasselbe, Querdurchschnitt eines Wirbels aus dem zweiten Viertel des Schwanzes.

Fig. 4. Dasselbe, etwas älter, Frontaldurchschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 5. Dasselbe, Frontaldurchschnitt durch den intervertebralen Abschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 6. Dasselbe, etwas älter.

Fig. 7. Lacerta agilis, Fötus, Frontaldurchschnitt des achten Schwanzwirbels.

Fig. 8. Dasselbe. erster Schwanzwirbel. *x*. Grenzfurche zwischen Wirbelkörper und Bogen.

Fig. 9. Dasselbe, etwas älter, erster Schwanzwirbel.

Fig. 10. Lacerta agilis juv., sechster Schwanzwirbel; *q*. Stelle des queren Zerfalls des Wirbels.

Fig. 11. Lacerta agilis. Fötus. intervertebraler Querdurchschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 12. Lacerta sp., Fötus, Querdurchschnitt eines Intervertebralringes des Halses.

Fig. 13. Lacerta agilis, Fötus. Querdurchschnitt durch einen Wirbel des zweiten Viertels des Schwanzes.

Fig. 14. Lacerta agilis, Fötus. etwas älter. Querdurchschnitt des dritten Schwanzwirbels.

Fig. 15. Anguis fragilis, Fötus, Querdurchschnitt durch einen Schwanzwirbel dicht hinter dem Seitenfortsatz.

Fig. 16. Anguis fragilis juvenis. Frontaldurchschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 17. Anguis fragilis, Fötus. von oben nach unten folgende Frontaldurchschnitte desselben siebenten Schwanzwirbels. *t'*. Seitenfortsatz mit Foramen transversarium und rudimentärer Abgliederung.

Tafel XVI.

Fig. 18. Lacerta viridis, Fötus. macerirte Schwanzwirbelsäule vom 1. bis 43. Wirbel.

Fig. 19. Lacerta viridis, Fötus, Frontaldurchschnitt durch das Rückenmark (*e*).

Fig. 20—22. Dasselbe. Projektion der Frontaldurchschnitte von Schwanzwirbeln (*4*, *5*, *8*, *9*), die Linien im Wirbeldach bedeuten die früheren Grenzen des vorderen Bogens.

Fig. 23. Anguis fragilis. Fötus, acht Schwanzwirbel schräg sagittal durchschnitten, links durch die Seitenfortsätze, rechts durch die Bogenbasen; grau = Knorpel, weiß = weiches Bildungsgewebe.

Fig. 24. Dasselbe, beide Sacral- und die drei ersten Schwanzwirbel (s^1, s^2, c^1, c^2, c^3) in auf einander folgenden Sagittaldurchschnitten von außen (obere Reihe), nach innen (untere Reihe). *t*. vorderer, *t'*. hinterer Seitenfortsatz.

Tafel XVII.

Fig. 25. Hatteria punctata adult.. präsacraler Wirbel, Mediandurchschnitt. *x*, Wirbelmitte.

Fig. 26. Dasselbe, siebenter bis achter Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt. *x*, Wirbelmitte.

Fig. 27. Dasselbe, Stück des Wirbelknochens, stärker vergrößert.

Fig. 28. Tarentola mauretanica juv., Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 29. Crocodilus palustris, Embryo, Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 30. Crocodilus vulgaris, älterer Fötus, Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 31. Crocodilus palustris, Embryo, Querdurchschnitt eines Halswirbels.

Fig. 32. Ovis aries, Embryo, Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt, links im Niveau der Seitenfortsätze, rechts theilweise tiefer.

Fig. 33. Lacerta agilis, Fötus, zwei vordere Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 34. Didelphis quica, Beuteljunges von 1,5 cm Länge, fünfter und sechster Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 35. Dasselbe adult., vierter bis sechster Schwanzwirbel.

Zur Embryologie von Salpa runcinata-fusiformis.

Von

Prof. **A. Korotneff**

(Kieff).

Mit Tafel XVIII und XIX.

Es ist wohl bekannt, dass die Tunicaten im Allgemeinen und speciell die Salpen so verschieden in ihrer Entwicklung sind, dass es wünschenswerth wäre, jede Species für sich allein zu studiren. Das ist für mich der erste Beweggrund gewesen, die oben angeführte Art zu untersuchen, ein zweiter liegt in den, mit meinen eigenen Untersuchungen auf deren Gebiete in Widerspruch stehenden Angaben, die ich in der Monographie von Heider[1] fand. Hier wäre zu erwähnen, dass der Schwerpunkt der ganzen Frage immer derselbe bleibt: betheiligen sich die Blastomeren oder die Kalymmocyten an dem Aufbauen der Salpe, und gerade in dieser Hinsicht erscheint die Untersuchung von Heider ganz unklar, obwohl er sich ganz entschieden in dem Sinne ausspricht, dass Kalymmocyten zu Grunde (und sehr früh sogar) gehen und die ganze Embryogenese auf die Blastomeren zurückgeführt werden muss. Das ist aber eine Behauptung, die von Heider in keiner Weise begründet wird, und wenn wir seinen Text mit den Abbildungen vergleichen, so werden wir finden, dass nach dem Texte es die Blastomeren sind, die den Körper der Salpen bilden, nach den Figuren aber, die dessen ungeachtet naturgetreu sind, es gewiss die Kalymmocyten sein müssen, welche die Hauptrolle bei der Entwicklung übernehmen. Schon a priori schien es mir, dass der Unterschied zwischen Blastomeren und Kalymmocyten von Heider nicht genügend genau erkannt ist.

---

[1] K. Heider, Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis Cuv. in: Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Bd. XVIII. 1895. p. 367—455.

Es ist für die Untersuchung der Salpa fusiformis noch ein Beweggrund vorhanden, nämlich bei keiner anderen Salpe sind die Zellen so groß und, ich möchte sagen, so gut individualisirt, als bei dieser Form.

Wegen des Mangels der früheren Entwicklungsstufen habe ich meine Aufmerksamkeit mehr der Organogenie gewidmet, die Furchung aber nur so weit untersucht, als es nöthig war, um auch bei den späteren Erscheinungen im Stande zu sein Blastomeren und Kalymmocyten aus einander halten zu können, um sagen zu können, wo Produkte des Follikels, wo die des Eies gewesen sind.

Außerdem ist zu bemerken, dass die frühesten Erscheinungen ziemlich gleich bei allen Salpen verlaufen und in einer entsprechenden Weise von allen Beobachtern beschrieben wurden. Für alle Salpenarten scheint es so zu sein: 1) die Furchung ist eine totale und inäquale, 2) der Embryo erscheint der Wand des Follikels angewachsen und von Kalymmocyten umhüllt, und 3) eine Furchungshöhle kommt nicht vor.

Das erste von mir beobachtete Stadium ist in der Fig. 1 wiedergegeben. Wir unterscheiden hier große (*Bl*) und kleine Blastomeren (*bl*), die den Embryo bilden, der Follikelwand angewachsen sind und von Kalymmocyten umgeben erscheinen. Die großen Blastomeren sind kugelig, besitzen einen geschrumpften Kern und liegen peripherisch. Die kleineren Blastomeren liegen im Inneren und sind, wie es von mir für Salpa zonaria und punctata beschrieben worden, aus den großen durch Knospung hervorgegangen. An dieser Figur ist eine mittlere Blastomere zu unterscheiden (*a*), von der aus möglicherweise die kleineren (*bl*) entstanden sein könnten.

Das nächste Stadium (Fig. 2) stellt uns schon ein weiteres Entwicklungsstadium vor. Erstens ist die Anzahl der kleineren Blastomeren bedeutend gewachsen, und zweitens erscheinen in den größeren besondere Plasmaverdichtungen, die wegen ihres glänzenden und fettartigen Aussehen als Dotterklumpen zu deuten sind. In meiner Schrift über die Embryologie der S. democratica, und später, als es sich um die Entwicklung der S. punctata handelte, habe ich mich gegen die Vermuthung von HEIDER, nach welcher diese Ablagerungen keine Dotterpartikelchen, sondern von den Blastomeren verzehrte Follikelzellen seien[1], ausgesprochen. Jetzt kann ich, für die

---

[1] K. HEIDER, Über die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen. in: Sitzungsber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin. Nr. 9. 1893. p. 232—242.

S. fusiformis, diese meine Meinung bekräftigen und ganz positiv behaupten, dass in den als Dotterplättchen bezeichneten Gebilden niemals eine Spur von Kernen zu sehen ist. Ich möchte dabei noch die Thatsache hervorheben, dass die Anzahl der Kalymmocyten zu der Zeit, wenn die Dotterklumpen erscheinen, sehr unbedeutend ist (Fig. 2). Die Kalymmocyten sind ins Innere des Embryos noch nicht eingedrungen und in dieser Weise einer Verzehrung von Seiten der großen Blastomeren noch nicht ausgesetzt gewesen. Aus der Thatsache, dass Kalymmocyten von den Blastomeren nicht verzehrt werden, geht von selbst hervor, dass die Kalymmocyten gar nicht so früh, wie es Heider meint, zu Grunde gehen, und dass also mehrere von den Zellen, die er als Derivate der Blastomeren ansieht, nichts als wahre Kalymmocyten sind.

Die Einwanderung der Kalymmocyten ins Innere des Embryos beginnt sehr früh, gerade nachdem sie seine Oberfläche umhüllt haben. Die Kalymmocyten gerathen zwischen die einzelnen Blastomeren, scheiden sie von einander und bilden allmählich ein zelliges Gerüst, in dessen Maschen der Größe nach verschiedene Blastomeren eingelagert sind. Der erwähnte Process ist bei allen Salpen so verbreitet, und von allen früheren Beobachtern und von mir für die Salpa democratica, zonaria und punctata beschrieben worden, dass ich mich bei dieser Frage nicht aufhalten werde und direkt zur Beschreibung der Fig. 3 übergehe. Es ist eine noch sehr junge Entwicklungsstufe, in der die Faltenhülle sich eben angelegt hat, die Blutknospe (*Bl.k*) aber schon ausgebildet erscheint und nichts Anderes als eine follikulare Bildung ist, die der unteren Wand knopfartig angeheftet erscheint.

Die Follikelhöhle ist verschwunden; als ein Rest von ihr bleibt nur eine Spalte erhalten. Im Inneren erscheinen verschiedene (kleine und große) Blastomeren. Die großen Blastomeren liegen mehr central und behalten ihre Dotterablagerungen; die kleinen liegen peripherisch, und unter diesen kann man drei Zellgruppen unterscheiden: im Grunde liegen zwei kleine, grobkörnige Blastomeren, die einen lichtbrechenden Kern besitzen; sehr ähnliche Blastomeren habe ich bei der Salpa punctata gesehen[1], und ihnen der späteren Veränderungen wegen die Bildung des Ektoderms zugeschrieben. Dann kommen kleine, ganz unter der Follikelschicht seitlich liegende Blastomeren (*bl*), deren weitere Bedeutung mir unbekannt blieb, und endlich befindet sich die dritte Gruppe in einem Vorsprunge, der bei einem Längsschnitt seitlich an der Basis des Embryo liegt. Diese letzteren Blastomeren sind in reger Theilung begriffen und, wie wir es weiter sehen werden, bilden sich aus ihnen die Keimzellen und wahrscheinlich auch der Eläoblast. Das weitere Schicksal dieser Zellen ist leicht zu verfolgen, da der buckelartige Vorsprung, in welchem diese Blastomeren sich befinden, bis in die spätesten embryonalen Stadien leicht unterschieden werden kann.

---

[1] A. Korotneff, Zur Embryologie von Salpa cordiformis-zonaria und musculosa-punctata. in: Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII, 2. Heft. 1896. Fig. 30, 32 (Taf. XIV).

Obwohl die Lücke zwischen diesem Stadium und dem nächsten, das ich beobachtet habe (Fig. 4), ziemlich bedeutend ist, so scheint sie mir doch nicht so besonders wichtig zu sein, da die Blastomeren von den Kalymmocyten sich genügend deutlich unterscheiden lassen. Bis jetzt, so verschieden groß die Blastomeren auch waren, so waren sie immer viel größer als die Kalymmocyten, ihre Kerne waren immer ziemlich groß. Dasselbe finden wir an der Fig. 4, mit dem Unterschiede aber, dass der Dotter der Blastomeren schon gänzlich absorbirt ist und sie unter sich keine bemerkbaren Unterschiede bieten: alle sind ziemlich gleich und bilden einzelne Nester von großen Zellen, die von Kalymmocyten umrahmt sind. Die Blastomeren äußern eine ganz besondere Neigung sich zu vermehren, einige sind in der Karyokinese begriffen, wie wir es in der Figur links sehen: ein Kern sieht karyokinetisch aus, der andere hat sich schon getheilt, und einer von den Tochterkernen hat sich abermals getheilt; mehrere Kerne haben ein doppeltes Kernkörperchen. Der Schnitt ist etwas schief geführt und desswegen scheint die Placentalhöhle geschlossen.

Heider unterscheidet in seiner Monographie drei Bildungen, die zu dieser Zeit sich im Embryo anlegen: nämlich 1) die Amnionfalte, 2) die Amnionhöhle und endlich 3) die ektodermale Basalplatte. Alle diese drei Bildungen fasst Heider so auf, als ob sie dem eigentlichen Embryo zugehörten und aus Blastomeren entstanden seien. Meine Beschreibung legt uns die Sache so dar, dass gerade zu dieser Zeit die Blastomeren sich eben nur theilen, so zu sagen die Blastocyten hervorgehen lassen. Die Histogenen[1] sind noch nicht vorhanden und desswegen sind zu dieser Zeit weder Organe noch Gewebe angelegt.

---

[1] Früher habe ich schon diese Eintheilung der Zellelemente erwähnt: ich unterscheide die Blastocyten als direkte Abkömmlinge der Blastomeren und Histogenen als Zwischenstufen von den Blastocyten zu den echten Geweben.

Die genannten Bildungen sind also keine Organe, sondern nur ganz provisorische Aggregate von Kalymmocyten, welchen keine besondere Bedeutung zugeschrieben werden kann. Desswegen werde ich mich darüber ganz kurz fassen.

Was die Amnionfalte angeht, so habe ich mich darüber in meiner früheren Schrift[1] in folgender Weise ausgesprochen: »es ist kein provisorisches Organ, und die Meinung, dass ,das äußere Blatt der Amnionfalte zum großen Theil in die Bildung der Epidermis der jungen solitären Form übergeht', ist ganz unhaltbar«. Ich möchte jetzt, nachdem ich den Gegenstand selbst untersucht habe, noch zufügen, dass die vermeintliche Amnionfalte ihre Anwesenheit unter der äußeren Kalymmocytenschicht einer zufällig vorhandenen, auf künstlichem Wege entstehenden Spalte verdankt. Bei einer sorgfältigen Konservirung ist dieser Spalt an Schnitten nicht zu finden, und auf meinen Abbildungen ist sie ebenfalls nicht vorhanden.

Was die Amnionhöhle betrifft, so kann ich sie nicht leugnen: sie ist vorhanden und ist an verschiedenen Stadien leicht zu finden (Fig. 5, 6, 8 *ah*). Dass es kein Kunstprodukt ist, ersieht man daraus, dass sie eigene Wände besitzt, die aus palissadenartig an einander gereihten Zellen zusammengesetzt sind. Diese Höhle ist von SALENSKY, wie es HEIDER richtig hervorhebt, als »sekundäre Follikelhöhle«, von BARROIS als »cavité placentale«, und von BROOK als »body cavity« bezeichnet worden. Die Entstehung dieser Höhle muss ich in folgender Weise beschreiben: rechts und links von der inneren Höhle, die als Anlage der künftigen Kloake (Fig. 5 *cl*) anzusehen ist, ordnen sich die Kalymmocyten in zwei Reihen, zwischen denen eine Demarkationslinie erscheint, die sich bald in eine Spalte verwandelt; diese Spalte mündet anfänglich gerade nach außen in die Placentalhöhle, aber bald schließt sich diese Mündung, der Spaltraum wird bedeutend größer, und es entstehen zwei symmetrische Höhlen (Fig. 6 *ah*), die unten (basalwärts) mit einander sich verbinden und endlich zusammenfließen, um eine gemeinsame Höhle zu bilden (Fig. 8 *ah*).

Wie gesagt, ist die Amnionhöhle kein provisorisches Organ, sondern eine zufällige Bildung, die absolut keine embryogenetische Bedeutung besitzt. Es bleibt mir jetzt die ektodermale Basalplatte zu besprechen, die nach HEIDER ein besonderes Interesse bieten soll. Die Entstehung dieser Bildung beschreibt HEIDER in der Weise, dass die unteren Ränder der Amnionfalte, zwischen dem eigentlichen Embryo und seiner Placenta gegen einander wuchern, bald verschmelzen, und ein merkwürdiges Syncytium bilden. Es wird in dieser Weise eine horizontale Platte gebildet, die HEIDER als »ektodermale Basalplatte« bezeichnet. Weiter spricht HEIDER folgenden Satz aus: »der Embryo wird demnach ringsum von Ektoderm umgeben. Niemals erscheint, wie dies aus den Beschreibungen der früheren Autoren hervorzugehen schien, seine primäre Leibeshöhle gegen die Placenta zu geöffnet. Die ektodermale Basalplatte, ein Derivat der Amnionfalte, ist als eine umgewandelte Ektodermpartie zu betrachten, welche den Verschluss der ventralen Partie des Embryos bewerkstelligt«. Die Fig. 4 bietet uns das früheste Stadium in der Entstehung der Basalplatte. Erstens sehen wir dabei, dass in diesem Stadium das Ektoderm noch nicht existirt, zweitens, dass im Syncytium, welches sich zur Basalplatte gestaltet, keine einzige Blastomere vorkommt, und drittens, dass hier keine besonderen Amnionfalten behufs der Ausbildung der Basalplatte vorkommen; die Basalplatte ist ganz und gar eine Kalymmocytenbildung, die sich kaum von der gemeinsamen Kalymmocytenmasse unterscheidet. Es ist also kein Grund zur Annahme vorhanden, dass das Ektoderm den Embryo gänzlich umgiebt; später werden wir sehen, dass es eine Haube bildet, die ventral längere Zeit offen bleibt. Es ist die Placenta, welche von unten her die Leibeshöhle abschließt. Jener Abschnitt der Placenta, der diese Abschließung bildet, grenzt sich von den seitlichen Theilen ab und wird zur Basalplatte, was die von SALENSKY gegebene Benennung »Dach der Placenta« rechtfertigt. Endlich wäre noch zu erwähnen, dass in früheren Stadien (Fig. 5, 6, 7) die Blutknospe der Basalplatte dicht anliegt, als ob sie von ihr ausginge, was später nicht mehr der Fall ist.

---

[1] l. c. p. 346.

Bis jetzt haben die Blastocyten (Abkömmlinge der Blastomeren) keine specifische Rolle gespielt, damit will ich sagen, dass sie sich noch nicht nach den später entstehenden Organen des Salpenkörpers gruppirt haben; dem ungeachtet waren sie leicht in der gemeinsamen Masse der Kalymmocyten zu unterscheiden. SALENSKY hat sie gesehen und beschrieben, aber eine vorgefasste Meinung, nach welcher der Embryo sich nicht aus dem Ei, sondern aus Follicularzellen bilden soll, hat ihn verhindert, den Process richtig zu beschreiben. In seiner Monographie[1] spricht sich SALENSKY so aus: »Zwischen den

---

[1] W. SALENSKY, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. in: Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. IV. p. 351.

Zellen des Ektodermkeimes (äußere Schicht, oder anders der Epithelialhügel) bemerkt man einige, welche einen bläschenförmigen großen Kern enthalten« und weiter — »ähnliche Kerne trifft man auch in der Embryonalzellenmasse an. Ob es die Kerne der Blastomeren oder die veränderten Kerne der Gonoblasten resp. Follikelzellen sind, konnte ich nicht entscheiden. In den späteren Entwicklungsstadien trifft man diese Kerne überall im Ektodermkeim, sowie in manchen Zellen der Embryonalzellenmasse an. Ich glaube desshalb, dass auch die Kerne der Gonoblasten während der Entwicklung sich umändern und eine den Blastomerenkernen ähnliche Form annehmen«. Der letzte Satz zeigt es namentlich, in welchem Grunde eine vorgefasste Idee irre leiten kann.

Es ist kaum zu begreifen, wie HEIDER, der auf einem richtigen Standpunkte sich befand und das Ei als Ausgangspunkt der ganzen Entwicklung ansah, ganz denselben Fehler machen konnte und die Schnitte ganz in derselben Weise erklärte wie SALENSKY. HEIDER spricht oft über die Existenz im Embryo von besonderen blastomerenähnlichen Zellen (die Fig. 18 seiner Monographie ist erfüllt von solchen Zellen), da aber zu der Zeit ihrer Erscheinung die Organe der künftigen Salpe, nach HEIDER, schon angelegt sind, so scheint er diese Bildungen nicht zu berücksichtigen. Über die Bedeutung dieser Zellen kann er nichts aussagen[1]. Wir werden aber gleich sehen, dass die plastische Rolle im Organismus diesen Elementen zugeschrieben werden muss.

Die Kloakenhöhle ist von allen Organen die erste Bildung die im Embryo erscheint. HEIDER beschreibt die Anlage der Kloakenhöhle als eine unpaare, von der unteren oder ventralen Fläche des Embryos sich einsenkende Einstülpung. Das entsprechende Stadium ist von mir auf der Fig. 5 angegeben. Wir finden hier eine beträchtliche innere Höhle (*cl*), die sich nach unten zu einem geschlossenen Kanal, der auf die Basalplatte stößt, erweitert. Die Wände dieser Höhle werden von Zellen gebildet, welche in einer Reihe liegen. Es fragt sich, ob hier eine Einstülpung gebildet wurde. Ist es nicht dieselbe Erscheinung, die wir auch bei der Ausbildung der sogenannten Amnionhöhle beobachtet haben? nämlich, dass zuerst die Kalymmocyten sich angereiht haben, später eine Spalte erschienen ist, die sich nach allen Seiten ausbreitet und die angegebene Höhle gebildet hat? Ich meine, dass eine Einstülpung als ein den

---

[1] l. c. p. 411.

Embryonalschichten angehöriger Process anzusehen ist, da aber hier nur Kalymmocyten im Spiele sind, so muss die Sache eher als eine Spaltung aufgefasst werden[1]. Jedenfalls kommt der Kanal zum vollen Verschluss und seine Wände desaggregiren sich vollständig — eine Erscheinung, die von Heider schon erwähnt wurde. Nach ihrer Ausbildung rückt die Höhle nach oben und wird von unten her, wie gesagt (Fig. 6 u. 8), von der sich ausbildenden Amnionhöhle umgeben. Die Ausbuchtungen dieser Höhle begeben sich nach oben und umarmen so zu sagen fast die ganze künftige Cloacalhöhle.

Ehe ich aber die weitere Entwicklung der Kloake aus einander setze, werde ich über die ersten Andeutungen der künftigen Kieme ein paar Worte sagen. Unter dem Boden der Kloakenhöhle sind zwei Anhäufungen von Blastocyten vorhanden (Fig. 5 *k.bc*). Rechts befindet sich hier eine und links zwei Blastocyten, die in einer energischen Theilung begriffen sind. Ganz gleiche Zellen, die sich durch die Größe und Beschaffenheit ihres Kernes auszeichneten und den sog. Blastomeren ähnlich waren, hat Heider an demselben Orte abgebildet und beschrieben. Über die Bedeutung dieser Zellen konnte er aber nichts sagen. Dieselbe äußerst rege Theilung dieser Blastocyten, die, wie gesagt, in zwei Gruppen angesammelt sind, kann man an den Fig. 6, 7 und 8 bemerken. Bei der Theilung sehen wir, dass es anfänglich ein gemeinsames Syncytium ist, in dem eine Anzahl von Kernen eingebettet ist. Die karyokinetischen Figuren beobachtet man äußerst selten, was in einer raschen Theilung der Zellen seine Erklärung haben kann. Jederseits bildet sich bald eine Höhle (Kiemen- oder Pharynxhöhle), deren Wände theils aus Kalymmocyten, theils aus Blastocyten gebildet sind. Die Blastocyten erscheinen dabei als grobkörnige, mit großen und runden Kernen versehene Zellen, die stark ins Innere der Kiemenhöhle hineinragen. Fig. 10 beweist uns, dass die Blastocyten sich immer weiter vermehren, und oft die Kalymmocyten zur Seite drängen und nach und nach die eigentliche Wand der Höhle ausbilden, sich also in Histogenen verwandeln.

Die Kloakenwand entsteht etwas verschieden von den Kiemenhöhlen: dort sahen wir, dass die Blastocyten gerade dort angehäuft waren, wo der Spaltraum entstehen musste, bei der Kloake aber entsteht der Raum zuerst, und seine Wände sind ausschließlich aus Kalymmocyten gebildet. Die diesem Raum angehörigen Blastocyten

---

[1] Meine neuesten Untersuchungen über Salpa maxima haben diesen Standpunkt bestätigt.

(Fig. 5 *c.bc*) liegen über ihm, besitzen große Kerne und äußern eine Neigung sich zu theilen. Die in der Fig. 6 angegebenen Blastocyten, die in die Kloakenhöhle hineinragen (*c.bc*), sind Derivate derselben und ihr Vorkommen im Cloacalraume kann nicht anders erklärt werden, als durch ein Hineinwandern. Beiläufig sei hier erwähnt, dass, wenn wir einige Abbildungen von HEIDER analysiren, (z. B. Taf. IV, Fig. 29), wir finden, dass er die wahren Verhältnisse genau gesehen, aber nicht richtig interpretirt hat; die Wand der Kloake besteht nämlich nach seinen Abbildungen, aus Kalymmocyten und ganz deutlich abgebildeten Blastocyten, die nicht zu verkennen sind. Die Fig. 5 besitzt noch eine kleinere Art von Blastocyten (*ec.bl*), es sind, so zu sagen, Ektodermblastocyten, die sich auch vermehren und gerade unter dem Punkte eine Anhäufung bilden, wo sich die Faltenhüllen vereinigen. Diese Ektodermhaube ist in der Fig. 6 nicht sichtbar, da der Schnitt etwas schräg geführt war und den Ektodermkeim nicht getroffen hat. Bei der Salpa punctata habe ich die Entstehung des Ektoderms (in gleicher Weise in Übereinstimmung mit SALENSKY) beschrieben: die Blastocyten bilden eine Kappe, und diese Kappe bildet einen Ausgangspunkt zur Entstehung des ganzen Ektoderms. Bei jener Salpe habe ich zwei Arten von Ektoderm unterschieden: das eigentliche und das provisorische; das eine bildete die Kappe, das andere seine seitlichen Theile. Was die Entstehung der ersteren betrifft, so konnte ich ihre Blastocyten genau verfolgen; die Art und Weise, wie das letztere entstand, war mir unklar: ob es Blasto- oder Kalymmocyten waren, die dabei Antheil nahmen, blieb unsicher. Für Salpa fusiformis kann ich entschieden sagen, dass das seitliche Ektoderm aus Kalymmocyten entsteht. In der Fig. 4 haben sich die Zellen des provisorischen Ektoderms noch nicht der Reihe nach angelegt; in der Fig. 5 bilden sie eine ununterbrochene Schicht, und endlich in der Fig. 6 ist diese Schicht aus großen, stark ausgewachsenen Zellen, die sich von ihrer Unterlage ganz abgesondert haben, gebildet. Wenn wir die Fig. 15 betrachten, so werden wir sofort das wahre Ektoderm, welches sich von der Kappe gebildet hat, von dem provisorischen unterscheiden: das erste (*ec*) ist von kleinen, trüben Zellen gebildet, das zweite (*p.ec*) besteht aus großen blassen Zellen. Am auffälligsten ist hier die gegenseitige Beziehung des wahren zu dem provisorischen Ektoderm. Wir fanden bei der S. punctata, dass eine innige Verbindung, ein Zusammenwachsen des provisorischen Ektoderm und der Faltenhülle existirt. Bei den beiden Arten von Salpen (punctata und fusiformis) sehen wir, dass das definitive Epithel sich immer mehr ausdehnt, und so das provisorische allmählich zur Seite schiebt; da aber letzteres bei der Salpa punctata mit der Faltenhülle verwachsen ist, so wird diese auch zur Seite geschoben; auf diese Weise wird die Salpe von ihren embryonalen Hüllen befreit. Bei der S. fusiformis kommt aber das erwähnte Zusammenwachsen nicht vor, und desswegen bleibt die Faltenhülle bestehen, der Embryo enthüllt sich nicht und wird viel längere Zeit von der Faltenhülle bedeckt; so z. B. im Stadium der Fig. 24 erscheint der Embryo der S. fusiformis noch mit zwei Hüllen bedeckt; im entsprechenden Stadium bei der S. punctata aber ist er schon längst frei.

Gerade zu der Zeit der Entstehung der Kiemenhöhlen wird auch das Nervensystem angelegt. Selbstverständlich entwickelt es sich aus Blastocyten, wie es an der Fig. 8 abgebildet ist. Heider sagt, dass er bezüglich der ersten Entstehung des Centralnervensystems nicht in der Lage gewesen ist ins Klare zu kommen, und verweist auf die Untersuchungen über Salpa pinnata von Salensky, nach welchen eine Einwucherung des oberflächlichen Ektoderms die Anlage des Ganglions liefert. Die betreffenden Abbildungen von Salensky (Taf. XII, Fig. 28 *D.pin*) betrachtend, komme ich zu der Annahme, dass an den abgebildeten Stadien noch keine Organe angelegt sein können, da es sich dort nur um Blastomeren und Kalymmocyten handelt. Die Entstehung des Nervensystems vollzieht sich viel später, zur Zeit, wenn der Kloakenraum bereits angelegt ist. An der Fig. 8 befinden sich ganz an der Oberfläche des Schnittes besondere Blastocyten (*n.bc*); sie bestehen aus großen Kernen, die von wenig Zellplasma umgeben sind. Die Kerne theilen sich ganz besonders rasch, da an mehreren doppelte Kernkörperchen zu treffen sind, und in einem sehen wir sogar ein längliches, das noch nicht getheilt ist, und zwei kleinere, die als Produkte einer soeben vollzogenen Theilung anzusehen sind. Diese Anlage der Blastocyten wächst ins Innere des Embryos hinein, und in der nächsten Entwicklungsstufe zeigt sie uns eine durchgehende Abgrenzung von der Oberfläche (Fig. 11 *ns*) und das Bestreben sich mit der Kloake zu vereinigen. Einer von den nächsten Schnitten zeigt uns wirklich eine Anlage des Nervensystems, die ins Cloacallumen hineinragt. Bald nachdem bekommt die Nervenanlage ein Lumen, das schon vorher als eine Spalte erscheint. Diese Spalte verändert sich in ein Lumen (Fig. 22 *ns*), und dieses Lumen bricht in die Cloacalhöhle zu der Zeit durch, wo die Cloacalwand noch nicht vollständig ausgebildet ist und noch nicht überall eine Blastocytenauskleidung besitzt[1]. Brooks lässt das Nervensystem aus Kalymmocyten, zwischen welche Blastomeren eingedrungen sind, entstehen. An der Fig. 8 sieht man, dass einige wenige Kalymmocyten zwischen den Blastomeren vorkommen, dass aber hat mit Vorausbauen nichts zu thun.

Zum Schluss möchte ich noch sagen, dass der knopfförmige Körpervorsprung (Fig. 3 und 11), den ich schon erwähnt habe und den Salensky mit Heider als Neuralknopf bezeichnen, nichts mit dem Nervensystem zu thun hat. Bei der weiteren Entwicklung ist besonders die Ausbildung der Kieme zu erwähnen; wir sahen, dass zwei Kiemenhöhlen (oder Pharynxhöhlen nach Heider) vorhanden waren. Nach der Entstehung der eigenen aus Blastocyten gebildeten Wandungen bekommen wir Folgendes (Fig. 16): höher liegt die Kloake, unten die beiden Kiemenhöhlen (*Px.h*), die letzteren besitzen aber keine vollständigen Wände, da der innere Theil jeder Wand nicht zur Ausbildung kommt: hier liegen die Kalymmocyten unbedeckt. Bei den weiteren Veränderungen wird die Partie, welche die Kloake von den Kiemenhöhlen trennt, immer dünner und die ganze Bildung bekommt allmählich das Aussehen, welches wir an der Fig. 13 und 14 finden: die Partie nämlich, welche die Kloaken von den Kiemenhöhlen trennt, ist nur aus zwei Zellschichten, die aus Blastocyten bestehen, gebildet, und es sind keine Kalymmocyten zwischen den beiden Schichten mehr enthalten; der Boden der Kloake ist aus zwei Kiemenwülsten gebildet, die nur längs der Mittellinie angeheftet bleiben. Die Anheftungsstelle besteht aus blassen Zellen und wird von Heider als endopharyngealer Zellstrang bezeichnet. Die Kiemenhöhlen sind also von der über ihnen liegenden Kloakenhöhle durch ein queres Septum getrennt; dieses Septum erscheint nun in seinen seitlichen Partien durchbrochen, und auf diese Weise entstehen die Kiemenspalten (Fig. 14). Zu gleicher Zeit trennt sich das Kiemenband in der medianen Linie von dem Zellstrange ab. Vermittels dieser Processe haben sich die Kiemen- und die Kloakenhöhlen zur Bildung einer gemeinsamen Kavität, der Athemhöhle, vereinigt. Ich muss erwähnen, dass Querschnitte, die in verschiedenen Regionen des Embryos geführt waren, ein verschiedenes Bild gewähren; so sehen wir in der Fig. 15, dass die Kiemenhöhlen sich vereinigt haben, das Kiemenband sich von dem

---

[1] Diese Verhältnisse sind gut an der Fig. 32 der Monographie von Heider zu unterscheiden.

Zellstrange abgetrennt hat, die Kiemenspalten aber noch nicht ausgebildet und die Kalymmocyten, die sich zwischen den beiden Höhlen befinden, noch nicht verdrängt worden sind.

Nur noch ein paar Worte über den Zellstrang (*z.st*). Dieser schnürt sich vom Boden der Athemhöhle ab, die Blastocytenwand wird darüber vervollständigt und auf einem Querschnitte eines späteren Stadiums erscheint er als eine rosettenförmige Bildung (Fig. 18 *z.st*), die einer Rückbildung entgegengeht (Fig. 15 *z.st*).

Bis jetzt sind uns zwei Varianten der Kieme bekannt: die Kiemenwülste und das Kiemenband, die dritte und definitive ist der Kiemenstrang, der aus dem Kiemenband entsteht. Wir sahen, dass das Kiemenband aus zwei Zellschichten besteht: die untere, die den Kiemenhöhlen, und die obere, die der Kloake angehörte; die eine besteht aus kräftigen, sich gut färbenden Zellen, die andere ist aber aus blassen Elementen gebildet. Die hervorragendste Rolle gehört der unteren Schicht, die obere aber scheint ganz zu Grunde zu gehen. Die Kiemenveränderung wird durch die Fig. 17 und 18 genügend illustrirt. An der Fig. 17 haben wir ein Stadium, wo sich die Kieme von der Wand der Athemhöhle abzutrennen bestrebt ist, in der Fig. 18 zieht sich das Kiemenband zusammen, Fig. 19 zeigt uns das Kiemenband schon in einen Kiemenstrang verwandelt, den größten Theil bildet dabei die untere Schicht, und endlich in der Fig. 24 haben wir ein Stadium, an dem der obere Theil, der aus der oberen Zellschicht gebildet ist, nur als ein unbedeutender Anhang erscheint. Im Lumen des Kiemenbandes unterscheiden wir besondere Mesenchymzellen (Fig. 19 *ms*), die aus der Leibeshöhle ins Innere gelangen an den Stellen, wo sich das Kiemenband der Athemhöhle anheftet.

Die Hauptfrage der Salpenembryologie — wie sich die Blastomeren zu den Kalymmocyten verhalten — geht Hand in Hand mit der Frage nach dem Schicksal der letzteren. Sie gehen gewiss zu Grunde, aber in welcher Weise? Die Annahme von Heider, dass es Blastomeren sind, die sie verzehren, ist unhaltbar, es muss also eine andere Art ihrer Vernichtung existiren. Brooks sieht die Sache etwas anders an: obwohl er auch die Resorption der Kalymmocyten durch die Blastomeren annimmt, glaubt er, dass dieser Process in ziemlich späten Entwicklungsstadien zu Stande kommt, und dass unverzehrte Kalymmocyten ziemlich spät in den Embryonen zu finden sind. Die Athemhöhle entsteht nach Brooks durch eine Auflösung von den darunter liegenden Follikelzellen. Das Athemhöhlenepithel besteht anfänglich lediglich aus Kalymmocyten; diese werden auch aufgelöst und durch Blastomeren ersetzt. Das Kiemenband ist dorsal und seitlich anfänglich von dem »somatic layer« der Follikelzellen gebildet und enthält im Innern und ventral die zu einer soliden Masse verbundenen Blastomeren. Die Blastomeren lösen allmählich auch die Wandungen des Kiemenbandes auf und ordnen sich selbst an Stelle der Follikelzellen zum Epithel der Kieme an.

Die Salpa fusiformis ist unter allen anderen Salpen das beste Objekt, um die Frage des Schicksals der Kalymmocyten zu entscheiden. Ich habe schon gezeigt, dass eine aktive Verzehrung der Kalymmocyten durch die Blastomeren nicht vorkommt, weder in früheren (Heider), noch in späteren Stadien (Brooks) der Salpenentwicklung. Bei der Ausbildung der Athemhöhle haben wir gesehen, dass die betreffenden Räume nicht aus einer Auflösung der Kalymmocyten hervorgehen, dass auch das Kiemenband nie aus Kalymmocyten oder Follikelzellen entsteht, sondern dass Blastocyten entweder in die vorgebildeten Räume hineindringen (Kloake) oder sich schon von Anfang an dort befanden, wo der betreffende Raum zur Ausbildung kam. Das endgültige Schicksal der Kalymmocyten ist aus den Fig. 13, 14, 15 und 20 gut zu ersehen. Wir finden nämlich, dass nach der Ausbildung der Blastocytenschicht im Pharynx oder in der Cloacalhöhle die Wandung dieses Organs von Kalymmocyten verdoppelt erscheint (Fig. 20). Die Blastocyten färben sich stark, die unterliegenden Kalymmocyten aber bleiben ganz blass und man möchte sagen, dass ihre Kerne, die wie farblose Klumpen aussehen, des Chromatins ganz entbehren. Anfänglich umgeben die Kalymmocyten als eine ununterbrochene Schicht das entstandene Organ, bald aber lösen sich an einzelnen Stellen Zellen ab, adhäriren hier und da eine Zeit lang, um endlich ganz zu verschwinden. Das Innere des Embryos besteht auf jüngeren Stadien aus einer kompakten Masse von Kalymmocyten, später aber wird diese Masse locker, die Zellen desaggregiren sich (Fig. 15), bekommen das schon erwähnte blasse, man möchte sagen chlorotische Aussehen, um gänzlich resorbirt zu werden, ohne aber direkt verzehrt zu werden, wie die Resorption von Heider und Brooks geschildert worden ist.

Um die Entstehung einiger anderer Organe zu begreifen, werden wir eine Beschreibung der Fig. 11 geben. Es ist ein Längsschnitt, in dem wir zwei Höhlen unterscheiden: die Kloakenhöhle und nur eine von den Kiemenhöhlen. Blastocyten kleiden diese Höhlen nicht ganz aus; rechts liegt das Nervensystem (*ns*), das wir schon beschrieben haben, und links eine kleine Höhle (*h*), deren Blastocyten eine gemeinsame Masse mit den Blastocyten einer von den Kiemenhöhlen bilden — das ist die Anlage des Herzens, was zu beweisen scheint, dass das Herz sich von einer der Kiemenhöhlen abtrennt. Unmittelbar in der Nähe des Herzens befindet sich der äußere Vorsprung (*g.v*), den SALENSKY als Neuralknopf bezeichnet. Wie gesagt, hat diese Bildung nichts mit dem Nervensysteme zu thun. Dieser Knopf besteht aus Blastocyten, die ihrer Lage nach am meisten der Keimzellenanlage und dem Eläoblaste entsprechen; an einem etwas späteren Stadium unterscheiden wir (Fig. 21) das Perikardialbläschen (*h*), und unmittelbar unter ihm eine Anhäufung von Blastocyten (*Km*), die möglicherweise nichts Anderes als die Keimanlage, mit dem Eläoblaste ist. Fig. 23 lässt erkennen, dass das Herz (*h*) durch eine Einstülpung von der dem Pharynx dicht anliegenden, verdickten Wand des Perikardialbläschens seinen Ursprung nimmt. Der Darm (Fig. 23) erscheint als eine zur Seite des Herzens liegende Ausbuchtung der Athemhöhle.

Das Mesoderm ist endlich eine Anhäufung von Zellen, die von der Wand der Athemhöhle sich ablösten (Fig. 16 *Ms*), gerade so, wie wir es bei der S. punctata gesehen haben. In der Leibeshöhle des Embryos kommen einzelne Gruppen von Zellen vor, die wahrscheinlich direkt von Blastocyten abstammen (Fig. 15 *ms*), und zur Ausbildung von Mesenchymzellen dienen. Als definitives Stadium werde ich jenes betrachten, welches von mir in der Fig. 24 abgebildet ist. Wir sehen, dass, obwohl alle Organe des Embryos ausgebildet sind, die Faltenhülle noch intakt und bedeckt bleibt und als eine doppelte Schicht den Embryo von allen Seiten umgiebt. Das wahre Epithel (*ec*) hat das provisorische (*p.ec*) ganz nach unten in das Gebiet der Placenta geschoben. Weiter sehen wir, dass zu beiden Seiten der Athemhöhle sich eine Falte gebildet hat, die ins Innere vorragt (*el*); die beiden Falten kommen allmählich zusammen und bilden den Endostyl.

Bis jetzt habe ich die Placenta noch nicht besprochen; darüber ist aber nicht viel zu sagen. Ich bin ganz mit BROOKS in der Bezeichnung der verschiedenen Theile der Placenta einverstanden und habe nichts Besonderes zuzufügen. Nach BROOKS' und nach meinen eigenen Beobachtungen entsteht der niedere Theil der Placenta (Placentalgürtel) als eine ringförmige Einschnürung (Fig. 11) aus dem Epithelialhügel, das Dach der Placenta und die blutbildende Knospe von dem Follikelepithel aus. HEIDER's Ansicht nehme ich jedenfalls nicht an, und seine Eintheilung der Placenta in eine primäre

(Basalplatte) und sekundäre (Placentalgürtel) scheint mir unhaltbar, da die Basalplatte, wie gesagt, keine selbständige ektodermale Bildung ist.

Aus meinen eigenen Beobachtungen kann ich auf Folgendes schließen: die Basalplatte ist anfänglich mit der Blutknospe vereinigt (Fig. 5, 6), und die letztere kann als ein Anhang von ihr angesehen werden. Mit der Zeit aber verändern sich die Verhältnisse: es wird nämlich eine gelatinöse Substanz abgeschieden, die zwischen der Basalplatte und der Blutknospe sich befindet (Fig. 15). In dieser Substanz sind zwei Arten von Zellen zu treffen: die einen sind hell und besitzen gut ausgeprägte Grenzen, die anderen haben trübe Kerne, die kein Zellplasma besitzen. Die letztere Art von Zellen entsteht sicher von der Blutknospe aus und ist in die gelatinöse Substanz eingewandert. Bezüglich der Grundsubstanz ist vielleicht zu vermuthen, dass sie von der Placenta selbst ausgeschieden wird. Fast dieselben Verhältnisse sind auch auf der Fig. 11 zu sehen.

Im Großen und Ganzen ist es wünschenswerth, dass das Studium der Salpenentwicklung folgende Aufgaben zu lösen im Stande wäre:

1) Sind es ausschließlich die Blastomeren, die die Ausbildung des Salpenkörpers übernehmen, oder sind auch Kalymmocyten dabei im Spiele?

2) In welcher Weise kann die Theorie der embryonalen Schichten bei den Salpen verstanden werden: ist ihre embryonale Entwicklung eine ganz und gar eigenthümliche, oder kann sie nur als etwas verändert angesehen werden?

3) Werden die Organe der Salpen, wie es Brooks meint, aus dem Athemhöhlenepithel und den Kalymmocyten vorgebildet, um nur später von den Blastomeren, deren Derivate einzelne Zellen verdrängen, rekonstituirt zu werden; anders gesagt, wechseln die morphologischen Besonderheiten und Verhältnisse der Organe nicht und werden sie nur ontogenetisch und histologisch einer vollständigen Metamorphose unterworfen?

4) Spielen ganz specifische Elemente des Mutterkörpers, wie es Salensky meint, eine wirklich hervorragende Rolle im Aufbau des Embryo? Betheiligt sich das Athemhöhlenepithel der Mutter beim Aufbau des Embryos?

Alles was ich bei der Entwicklung der S. democratica, zonaria, punctata und fusiformis schon gesehen und publicirt habe, lässt vermuthen, dass Kalymmocyten sich an der Embryogenie gar nicht betheiligen. Ich meinte früher, dass sie möglicherweise den Eläoblast ausbilden, seitdem musste ich diese Vermuthung ebenfalls fallen lassen. Mit dieser Frage ist das weitere Schicksal der Kalymmocyten verbunden. Ich habe mich schon ganz positiv darüber ausgesprochen, dass die Blastomeren die Vernichtung der Kalymmocyten nicht bewerkstelligen; die Kalymmocyten gehen viel später zu Grunde, theils aktiv, indem sie sich unter einander auffressen, theils passiv, indem sie verblassen, das Chromatin verlieren und endlich aus einander fallen. Der regressive Process, dem die Kalymmocyten unterworfen sind, ist am besten bei der Salpa fusiformis zu sehen, wo, beiläufig gesagt, die Abkömmlinge der Blastomeren als gut gefärbte chromatinreiche Zellen erscheinen[1], die von allen Seiten von blassen und zu Grunde gehenden Kalymmocyten umgeben sind. Die Beziehung und weitere Bedeutung der beiden Arten von Zellen wird hier jedem Beobachter ganz klar.

Die Keimblätterbildung existirt bei den Salpen so zu sagen gar nicht, und desswegen sehen die ersten Entwicklungsprocesse bei ihnen ganz verschieden von denen anderer Thierformen aus. Die Keimzellen, die zur Ausbildung verschiedener Organe dienen, scheinen unter einander ziemlich unregelmäßig vermischt zu sein. Bei einer sorgfältigen Analyse kommt es aber vor, dass erstens die Keimelemente in besondere Agglomerate gesammelt sind, und zweitens, dass diese Agglomerate eine bestimmte, den gewöhnlichen Keimblättern entsprechende Disposition im Embryo besitzen. So z. B. befinden sich diejenigen Histogenen, die das Ektoderm ausbilden, oberflächlich, unter der Stelle nämlich, wo die Faltenhüllen der gegenüberliegenden Seiten sich vereinigen; dasselbe gilt auch für die Nervenelemente, deren Histogene auch eine oberflächliche Lage besitzen und nur später sich in die Tiefe hineinschieben, um in eine nähere Verbindung mit der Kiemenhöhle zu treten, gerade so, wie es bei einer Keimblätterbildung der Fall ist. Die Keimagglomerate, die das Entoderm ausbilden, liegen ganz im Innern und entsprechen also topographisch dem Entodermkeimblatte. Das Mesoblast endlich kann auch im Mesenchym und Mesoderm differenzirt sein; das erste scheint zwischen dem Ekto- und Entoderm zerstreut zu sein, während das letztere aus dem Entoderm entsteht.

---

[1] Als Farbe hat mir besonders gute Dienste Magenta geleistet (nach Behandlung des Objektes mit Ac. chromo-aceticum). Die Kerne der Blastomeren färben sich sehr intensiv, das Chromatin aber erscheint ganz schwarz markirt, was bei den Kalymmocytenkernen nicht der Fall ist.

Wenn wir uns vorstellen, dass die Kalymmocyten sich zwischen die einzelnen Keimagglomeranten nicht hineingeschoben hätten, so würden die letzten zusammenfließen, eine Schichtanordnung annehmen und hieraus würde eine Disposition der Agglomerate hervorgehen, welche den gewöhnlichen Verhältnissen entspricht: es würde dann die äußere Schicht das Ektoderm und das Nervensystem, die innere das Entoderm ausbilden. Wie eine Anhäufung der Dotterelemente im Ei die wahren embryogenetischen Verhältnisse im Allgemeinen verwischt, so ist es auch mit dem Salpenembryo der Fall: die Kalymmocyten stören die Schichtenanordnung und zertheilen die Schichten in einzelne Agglomerate, welche unter einander ganz unabhängig erscheinen, die aber nach ihrer Disposition den gewöhnlichen Verhältnissen entsprechen.

Mit der Brooks'schen Anschauung kann ich nicht einverstanden sein. Die Kalymmocyten bilden gewiss ein Gerüst, welches in einer bestimmten Beziehung zu den sich ausbildenden Organen steht; die Zellelemente dieses Gerüstes ordnen sich ganz besonderer mechanischer Ursachen wegen (bestimmter Verhältnisse zu den Blastomeren und später zu den Blastocyten) zu Schichten an, die zwar Organe simuliren, aber jedenfalls diesen nicht analogisirt werden können. So beschreibt Brooks eine paarige Anlage der Kloake. Vom Follikel entstehen nach seiner Beschreibung zwei rinnenförmige Einstülpungen (»perithoracic or spiracular tube«), die sich im Centrum des Embryos mit einander vereinigen und dann sich vom Follikel abschnüren. Aus dem centralen Theile entsteht der cloacale Raum. Diese Verhältnisse erinnern gewiss an die Erscheinungen, die bei den Ascidien vorkommen, mit dem wesentlichen Unterschiede, dass nach Brooks die Cloacalröhren nicht wie bei den Ascidien vom Ektoderm, sondern vom Follikelepithel aus eingestülpt werden. Weiter wird nach ihm die Kalymmocytenwandung der Kloake aufgelöst und von Derivaten der Blastomeren ersetzt. Nach Heider und mir (bei der S. fusiformis) ist die Kloake eine unpaarige Bildung, die von unten aus (wo sich das Dach der Placenta befindet) sich entwickelt. Wenn wir die Fig. 5 betrachten, so werden wir leicht finden, dass bei der S. fusiformis zwei der S. pinnata ähnliche Ausstülpungen ebenfalls vorkommen (*k.bc*); diese vereinigen sich auch mit einander, um einen gemeinsamen Raum zu bilden; sonderbarerweise aber wird derselbe nicht zur Kloake, sondern zum Pharynxraum. Im Inneren dieses Raumes befinden sich ebenfalls Blastomeren, deren Derivate seine Wandung austapezieren. Wir finden also, dass zwei ganz verschiedene Organe, Kloake nach Brooks und Pharynx nach mir, aus zwei ganz ähnlichen Bildungen (rinnenförmige Einstülpungen) entstehen. Daraus müssen wir schließen, dass diese Bildungen entweder keine embryogenetische Bedeutung haben, also nicht mit konstanten Organen des Salpenkörpers zu vergleichen sind und zufällig, durch mechanische Ursachen bedingt, entstehen oder, dass Brooks durch die bei der S. pinnata ziemlich verwickelten Verhältnisse irre geleitet wurde.

Weiterhin geschieht keine Ersetzung der Follikelzelle durch Blastomeren: es entsteht nur ein Cloacalraum, der von Blastocyten austapeziert wird. Die zwei Höhlen, die sich vereinigen um den Pharynx zu formiren, können auch nicht als eine verfrühte Anlage aufgefasst werden, da sie morphologisch vom Pharynx ganz verschieden sind, und wir können in keiner Weise sagen, dass anfänglich ein aus Kalymmocyten gebildeter Pharynx entsteht, da überhaupt eine doppelte Anlage des Pharynx embryologisch ein Unsinn ist. Es kommt auch nicht vor, dass eine Kalymmocytenwandung sich auflöst und von Blastomeren ersetzt wird, sondern nachdem die wahre Wandung eines Organs gebildet wird, werden die umgebenden Kalymmocyten absorbirt und vom Embryo als Nahrung verbraucht.

Wenn die Vorausbildungstheorie von Brooks hinsichtlich der Entstehung der Kloake und des Pharynx nicht anwendbar ist, so ist sie Betreffs des Nervensystems ganz unbegreiflich. Die Nervenblastocyten bilden einen Haufen, der allmählich seine oberflächliche Lage verliert und ins Innere sich versenkt; principiell ist eine derartige Entstehung in nichts von einer typischen verschieden. Weder eine verfrühte Anlage noch ein Zellgerüst sind hier vorhanden. Der einzige Unterschied besteht hier in dem Vorkommen von besonderen Keimagglomeraten anstatt der Keimschichten.

Principiell ist eine verfrühte Bildung verschiedener Organe, exclusive des Nervensystems, möglich und kommt im Thierreiche nicht selten vor; als bestes Beispiel kann man die Insekten anführen. Die ganze Metamorphose ist nichts Anderes als eine Ersetzung der zuerst entstandenen Körpertheile; eine Ersetzung, die rasch, in einer sehr aktiven Weise, thätig ist; aber dort geschieht die verfrühte Bildung der Organe auf Kosten der Eiderivate; die Muttergewebe spielen dabei absolut keine Rolle; von den Salpen ist dieser Process darin grundverschieden, dass die verfrühte Anlage keine embryogenetische Erscheinung ist und auf Kosten verschiedener accessorischer Gewebe geschieht.

Nach Salensky und Brooks sind es nicht nur Follikelzellen, die eine so sonderbare Rolle in der Architektonik des Organismus spielen, sondern auch Elemente des Athemhöhlenepithels. Meine Beobachtungen haben mich überzeugt, dass diese Elemente weder an der Ausbildung der Organe, wie es Salensky meint, noch an ihrem Aufbaue Theil nehmen.

Kieff, im September 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ah, Amnionhöhle;
At.h, Athemhöhle;
bc, Blastocyte;
Bl, Blastomere (große);
bl, Blastomere (kleine);
bl′, *bl″*, verschiedene Arten von Blastomeren;
b.p, Basalplatte;
Bl.k, Blutknospe;
cl, Kloake;
c.bc, Cloacalblastocyten;
Dm, Darm;
dt, Dotter;
ec, Ektoderm;
ec.bc, Blastocyten, die das Ektoderm bilden;
el, Endostyl;
f.ep, Follikelepithel;
Fh, Faltenhülle;
gs, Gallertsubstanz;
K, Kieme;
Km, Kalymmocyten;
k.bc, Kiemenblastocyten;
km, Keimzellen;
Ms, Mesoderm;
ms, Mesenchym;
p.ec, provisorisches Ektoderm;
Pl, Placenta;
Pl.h, Placentalhöhle;
Px.h, Pharynxhöhle;
z.st, Zellstrang.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Ein Embryo, in dem große und kleine Blastomeren zu unterscheiden sind.

Fig. 2. Weitere Ausbildung des Embryo.

Fig. 3. Das Innere des Embryos ist mit Follikelzellen ausgefüllt. Es sind verschiedene Arten von Blastomeren zu unterscheiden.

Fig. 4. Ein Embryo, in dem die Blastocyten sich in Agglomerate gesammelt haben.

Fig. 5. Im Embryo entsteht ein Cloacalraum. Die Pharynxhöhlen sind schon angedeutet. Die Blutknospe sitzt unmittelbar auf der Basalplatte (*b.p*).

Fig. 6. Die Kloake besitzt besondere hineingedrungene Blastocyten (*c.bc*).

Fig. 7. Ähnliches Stadium.

Fig. 8. Links ist eine Gruppe von Blastocyten zu treffen, die das Nervensystem ausbilden.

Fig. 9. Die Kloake (*cl*) und die doppelte Anlage der Pharynxhöhle besitzen eigene Blastocyten (*bc*).

Fig. 10. Eine Hälfte der Pharynxanlage.

Fig. 11. Ein Längsschnitt des Embryos, an dem die Kloake, das Nervensystem, das Herz und die Keimanlage (*km*) zu bemerken sind.

Tafel XIX.

Fig. 12. Das Nervensystem vereinigt sich mit dem Cloacallumen.

Fig. 13 u. 14. Verschiedene Stufen der Ausbildung des Kiemenbandes.

Fig. 15. Ein Querschnitt des Embryos, an dem schon das wahre und das provisorische Ektoderm zu unterscheiden sind. Die Kloake hat sich mit dem Pharynx noch nicht vereinigt. Die Placentalhöhle ist von einer Gallertsubstanz erfüllt.

Fig. 16. Im Schnitte sind Spuren der Amnionhöhle noch vorhanden. Die beiden Hälften des Pharynx haben sich noch nicht vereinigt. Dieser Schnitt bildet eine unmittelbare Fortsetzung der Fig. 9, in der die Wände aus Blastocyten, während sie hier aus Histogenen gebildet sind.

Fig. 17. Die Scheidewand der Cloacal- und der Pharynxhöhle, in der die Kiemenspalten sich noch nicht entwickelt haben.

Fig. 18. Die Athemhöhle besitzt das Kiemenband und den Zellstrang. Es sind das wahre und provisorische Ektoderm vorhanden.

Fig. 19. Das Herz, in dem zwei Hälften zu unterscheiden sind: eine die dem Pharynx, und eine andere, die der Kloake angehört.

Fig. 20. Ein Theil der Cloacalwand, an der die Blastocyten und die Kalymmocyten-Zellschichten zu unterscheiden sind.

Fig. 21. Ein Theil des Querschnittes mit der Kloake, Pharynx, Herz und Keimzellenmasse.

Fig. 22. Derselbe Querschnitt mit dem Nervensystem.

Fig. 23. Der untere Theil der Athemhöhle (schief geschnitten) mit dem Darmdivertikel (*Dm*).

Fig. 24. Ein spätes Stadium, auf welchem, dem ungeachtet, die Faltenhüllen (*Fh*) noch vorhanden sind. Es entsteht der Endostyl als doppelte Anlage. Der Embryo selbst ist schon von einem definitiven Ektoderm bedeckt; das provisorische überzieht nur die Placenta.

Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L.

I. Theil. Furchung und Keimblätterbildung.

Von

Joh. Meisenheimer.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit Tafel XX—XXIII und 10 Figuren im Text.

Die Gründe, welche eine erneute Untersuchung der Entwicklungsgeschichte eines Landpulmonaten wünschenswerth erscheinen ließen, sind mannigfacher Natur. Den Mittelpunkt des Interesses musste die Organbildung einnehmen, da diese seit FOL, abgesehen von den durch den Tod ihres Verfassers unterbrochenen Untersuchungen FERD. SCHMIDT's und der Arbeit von A. P. HENCHMAN über die Entwicklung des Nervensystems, eine eingehende, zusammenhängende Bearbeitung nicht mehr gefunden hat. Viele Punkte bedurften desshalb einer gründlichen Nachuntersuchung, ich brauche nur an die Geschlechtsorgane zu erinnern, über deren Anlage trotz verschiedener Untersuchungen noch große Zweifel bestehen. Am meisten Erfolg musste man sich aber von einer solchen Arbeit versprechen, wenn man unmittelbar vom Ei aus den ganzen Entwicklungsgang verfolgte, und desshalb entschloss ich mich, diesen ersten Theil dem eigentlichen Thema vorauszusenden. Reizten doch auch gerade die neueren Untersuchungen über Zellfolge, wie wir sie durch BLOCHMANN von Neritina, durch WILSON von Nereis, durch HEYMONS von Umbrella, durch LILLIE von den Unioniden besitzen, auch hier bei den Landpulmonaten diese Verhältnisse aufzuklären und vielleicht einen ähnlichen Furchungsmodus aufzustellen, was ganz besonders im Hinblick auf die Mesodermbildung von Bedeutung schien[1]. Vermehrt wurde das Interesse noch durch das bereits wiederholt beschriebene Auftreten von Hohlräumen innerhalb der Furchungskugeln, über deren Bedeutung man namentlich mit Hilfe der Schnittmethode Aufschluss zu erlangen hoffen durfte, kurz alles dies kam zusammen, um eine erneute Untersuchung der Pulmonatenentwicklung als ein dankbares Thema erscheinen zu lassen.

---

[1] Ich möchte hier bemerken, dass die Arbeit KOFOID's über Limax agrestis bei Beginn der meinigen noch nicht erschienen war. Dieselbe behandelt, wie

Es ist mir desshalb eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Korschelt für die Anregung zu dieser Arbeit und für die Hilfe, die ich jederzeit im Verlaufe derselben bei ihm gefunden habe, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Eiablage.

Den weitaus größten Theil meines Materials an Eiern und Embryonen verschaffte ich mir durch Züchtung erwachsener Schnecken, da ein Aufsuchen der Eihaufen im Freien nur wenig Aussicht auf vollen Erfolg bot. Betreffs der Zeit der Eiablage bemerkte ich eine Differenz von einem ganzen Monat gegenüber den Angaben von A. P. Henchman, in Cambridge legte Limax maximus erst Mitte September, hier bereits Mitte August. Auch in der Zahl der Eier zeigten sich größere Differenzen, in so fern A. P. Henchman als Mittel bei einer Eiablage 40 bis 50 angiebt, ich dagegen in vielen Fällen die enorme Zahl von 200 bis 300 Stück auf einmal erhielt. Meist lagen die Eier in einem unregelmäßigen Haufen zusammen, jedes einzelne für sich von seinen Hüllen eingeschlossen, nur selten war eine Anzahl von ihnen (10 bis 12) zu einer Schnur vereinigt. Öfters zeigte sich dagegen die äußere Hülle in zwei Spitzen ausgezogen, eine erste Andeutung der Schnurbildung. Die innere Hülle blieb von solchen Bildungen stets ganz unbeeinflusst.

Die Eier entwickelten sich in feuchtem Moose ohne Schwierigkeit normal weiter; abnormal entwickelte Embryonen konnte ich nur in sehr seltenen Fällen konstatiren. Zwillingsbildungen, wie sie Gegenbaur beschreibt, habe ich nie beobachtet. Heymons beschreibt Zwillinge von Umbrella, die durch Aneianderwachsen zweier Keime entstanden. Auch Derartiges konnte ich nicht bemerken, trotzdem mehrfach eine größere Zahl von Eiern sich in einer Kapsel befanden (s. weiter unten). Das Ausschlüpfen erfolgte in der Regel

---

der vorliegende erste Theil meiner Arbeit, die Furchung und Keimblätterbildung, doch wird dieser erste Abschnitt nicht überflüssig erscheinen, da die von mir gegebenen Bestätigungen zur Stütze der Befunde Kofoid's dienen, und ich außerdem in der Lage bin, einen Theil seiner Beobachtungen weiter zu führen und zu ergänzen, andere aber zu berichtigen.

etwa am 30. Tage nach der Eiablage, schwankte aber immerhin um einige Tage.

Sehr lästig war beim Züchten der Larven die große Menge von Parasiten, welche die Eier heimsuchten und eine ziemliche Zahl derselben vernichteten. Außer dem schon von GEGENBAUR beschriebenen Nematoden gelangten zwei Milbenarten mit ihren Larven und verschiedene Fliegenlarven zur Beobachtung. Letztere durchbohrten die Eihüllen, drangen in das Eiweiß ein und führten so den Untergang des Embryos herbei. Auch FERD. SCHMIDT beobachtete in den Eihaufen von Succinea sehr häufig eine weiße Fliegenlarve, welche schädigend auf den Embryo einwirkte, und weiterhin einen Naisähnlichen Anneliden neben den ebenfalls schon von GEGENBAUR beschriebenen Fadenpilzen.

Konservirung und Methoden.

Die Eier wurden zunächst von den beiden äußeren Hüllen mittels Nadel und Messer befreit, dann die Eiweißhülle in Kochsalzlösung abgespült, so dass der Keim ganz frei lag, und dieser dann mit einer Pipette in die Konservirungsflüssigkeit übertragen. Als solche dienten Pikrinschwefelsäure und koncentrirtes kaltes Sublimat, beide mit ziemlich gleich gutem Erfolge. Ausgewaschen wurde erstere mit 70%igem Alkohol, letzteres mit Jodalkohol. Bei älteren Embryonen gelang es eine vollkommene Streckung des Körpers durch eine Vorbehandlung mit 2%iger Cocainlösung oder direkt durch heißes Sublimat zu erzielen, da sonst in Folge von Muskelkontraktionen die Übersicht und Klarheit der Schnittserien sehr erschwert wird.

Beim Einbetten wurde meist der Chloroformmethode der Vorzug gegeben, namentlich bei den jüngeren Embryonen. Diese sind in Folge der stark aufgeblasenen, zarten Larvenorgane außerordentlich leicht Schrumpfungen ausgesetzt. Das Übertragen muss desshalb sehr sorgfältig geschehen. Der Alkohol musste von 10 zu 10% steigend durchlaufen werden, die Überführung in Chloroform geschah durch Übereinanderschichten von Chloroform und Alkohol absol., wobei das Objekt aus dem leichteren Alkohol absol. allmählich in das specifisch schwerere Chloroform sank. Die allmähliche Überführung in reines Paraffin (mit dem Schmelzpunkte von 54 bis 56° C.) wurde durch Abdunsten des Chloroforms einer Chloroform-Paraffinmischung erreicht. Auf diese Art gelang es, selbst die sehr zarte und weite Kopfblase von fünf bis sechs Tage alten Embryonen fast ohne jede Schrumpfung zu erhalten. Bei älteren Embryonen bot der mächtig entwickelte Eiweißsack eine andere Schwierigkeit, indem das spröde Eiweiß ein Bröckeln der Schnitte verursachte. Durch Überstreichen jedes einzelnen Schnittes mit der von HEIDER in seiner Hydrophilus-Arbeit angegebenen Mastix-Kollodiumlösung wurde ein Zusammenhalten der Schnitte und somit vollständige Serien erzielt.

Die genaue Orientirung gelang bei den älteren Embryonen leicht mit Hilfe der schon früh hervortretenden einzelnen Körperregionen, bei den jüngeren dagegen war sie mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft. Hauptmerkmale waren hier die Richtungskörper, wofern sie erhalten geblieben waren, und später die eigenthümliche Form der Gastrula. Die Bestimmung der Lage erfolgte in dem erkalteten Paraffin unter dem Mikroskope, wonach dann der Block in der gewünschten Richtung herausgeschnitten wurde.

Für die Färbung der Schnitte wurde DELAFIELD'sches Hämatoxylin verwandt. Größere Schwierigkeit bot die Herstellung guter Totalpräparate zum Studium der Furchung. Die besten Resultate wurden erzielt, wenn die Eier etwa zwei Tage in sehr stark verdünntes DELAFIELD'sches Hämatoxylin gelegt, dann stark mit Salzsäurealkohol ausgezogen und schließlich mit Alkoholammoniak nachbehandelt wurden. Die Kerne und vor Allem die Chromatinfäden der Kernspindeln traten dann deutlich in dem großen, stark von Dotterkörnern erfüllten Keime hervor.

I. Furchung.

Nomenclatur der Furchung.

Seitdem man begonnen hat, die successive Entstehung der Furchungszellen vom befruchteten Ei bis zur ersten Organanlage zu verfolgen, machte sich das Bedürfnis geltend nach einer Nomenclatur, durch die jede einzelne Zelle nach ihrer Herkunft und Lage genau bestimmt würde. Zuerst bezeichnete man die Furchungszellen mit verschiedenen, ihrer Bedeutung im speciellen Falle entsprechenden Buchstaben (z. B. RABL bei Planorbis), dann aber suchte man nach mehr allgemeinen Systemen, die einen Vergleich verschiedener Formen unter einander zuließen, und so bildeten sich schließlich zwei solcher Systeme aus, das eine hauptsächlich von WILSON und LILLIE durchgeführt, das zweite von KOFOID für Limax agrestis aufgestellt. Ich will kurz die Grundzüge beider Systeme aus einander setzen.

Das erstere geht von dem vierzelligen Stadium aus und bezeichnet die vier Zellen desselben mit *A*, *B*, *C* und *D*. Sämmtliche Derivate dieser vier Zellen erhalten die kleinen Buchstaben *a*, *b*, *c*, *d*, dazu treten aber zur näheren Bestimmung noch Zahlenindices. Die erste sich von *A*, *B*, *C* und *D* abschnürende Zellengeneration heißt a^1, b^1, c^1, d^1, die zweite a^2, b^2, c^2, d^2, die dritte a^3 u. s. f. Die nächsten Derivate von a^1, b^1.... erhalten einen zweiten Index hinzu, also $a^{1\cdot 1}$, $b^{1\cdot 1}$...., die darauf folgende $a^{1\cdot 2}$, $b^{1\cdot 2}$ u. s. f. Dasselbe geschieht natürlich auch mit a^2, b^2.... zu $a^{2\cdot 1}$, $b^{2\cdot 1}$.... und weiter zu $a^{2\cdot 2}$, $b^{2\cdot 2}$.... u. s. f. Das ganze System ist auf diese Weise einer unbegrenzten Ausdehnung fähig.

Das zweite, das KOFOID'sche System, geht direkt vom ungefurchten Ei aus, wenn auch das vierzellige Stadium wiederum die eigentliche Grundlage bildet. Die Zellen dieses Stadiums bilden nämlich eine Vierergruppe (quartet), und diese muss von jeder sich abschnürenden Generation in gleicher Weise wiederholt werden. Bezeichnet man nun das ungefurchte Ei als erste Generation, das zweizellige Stadium als zweite Generation, so stellt das vierzellige die dritte dar. Zunächst werden also wieder die einzelnen Quadranten mit *a*, *b*, *c*, *d* bezeichnet. Der erste Index, der zu diesen Buchstaben hinzutritt, zeigt die Generation der ganzen Vierergruppe an, also etwa für das vierzellige Stadium a^3, b^3, c^3, d^3, ein zweiter die Lage der Vierergruppe in Bezug auf alle übrigen derselben Generation angehörenden Vierergruppen, mit den Zahlen 1, 2, 3 ... x vom vegetativen zum animalen Pole fortschreitend. Wenn sich also a^3 in $a^{4\cdot 1}$ und $a^{4\cdot 2}$ theilt, so heißt dies, dass wir jetzt zwei Vierergruppen der vierten Generation vor uns haben, von denen $a^{4\cdot 1}$ am vegetativen, $a^{4\cdot 2}$ am animalen Pole liegt.

Weiter will ich auf beide Systeme in ihren Vorzügen und Nachtheilen nicht eingehen, zumal da KOFOID dies bereits selbst in ziemlich eingehender Weise gethan hat, sondern nur kurz rechtfertigen, wesshalb ich gerade sein System zu Grunde lege. Einmal ist dadurch ein Vergleich seiner Figuren mit den meinigen erleichtert, dann aber auch ist dieses System für solche Formen wie Limax in der That geeigneter. Die Vorzüge des WILSON'schen Systems beruhen ja, abgesehen von der außerordentlich leichten Übersicht der Herkunft der einzelnen Zellen, vor Allem in der scharfen Sonderung der Generationen, welche die einzelnen Keimblätter liefern. Nun ist aber bei Limax maximus eine frühe Scheidung von Ektoderm und Entoderm durchaus nicht so scharf ausgesprochen wie bei anderen Formen, ein Punkt, auf den ich hier des Näheren noch nicht eingehen kann, und dann ist die Wahl der einzelnen Quadranten *A*, *B*, *C*, *D* nahezu vollständig willkürlich, da regelmäßige Größendifferenzen zwischen den vier Furchungskugeln nicht auftreten, alles Dinge, die in dem WILSON'schen Systeme scharf zum Ausdruck kommen, in dem KOFOID-schen aber gegenüber anderen Momenten zurücktreten. Bei ersterem müsste man also in diesem speciellen Falle zum Schematisiren seine Zuflucht nehmen, indem man das Furchungsschema einfach dem bei anderen Formen beobachteten anpasste, letzteres dagegen wird, ohne etwas an Genauigkeit missen zu lassen, ein naturgetreues Bild der Furchung geben. Trotzdem will ich am Ende beide Systeme neben einander anführen, schon um einen Vergleich mit den bisher untersuchten Formen zu erleichtern, das WILSON'sche aber nur mit der eben angeführten Einschränkung seiner Gültigkeit.

Außer der Nomenclatur muss ich nun noch einen zweiten Punkt, der bei dem Verlaufe der Furchung in Betracht kommt, kurz besprechen, nämlich die Richtung der Kernspindel bei der Abschnürung und Theilung von Mikromeren und Makromeren. Die Furchung von Limax maximus gehört dem Spiraltypus an, d. h. die Mikromeren erleiden bei der Theilung stets eine Verschiebung von der Makromere aus, entweder nach rechts oder nach links. Man unterscheidet danach eine Rechts- und eine Linksdrehung der Spindel. Im ersteren Falle wird sie, wenn man sich in die Lage der vom animalen zum vegetativen Pole ziehenden Achse gestellt denkt, von links unten nach rechts oben, im zweiten von rechts unten nach links oben gerichtet sein. Es giebt für diesen Vorgang eine ganze Reihe von Bezeichnungen, BLOCHMANN hat in seiner Neritinaentwicklung die Bezeichnung »im Sinne des Uhrzeigers« für Rechtsdrehung und »im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers« für Linksdrehung angewandt, ihm folgten darin HEYMONS bei Umbrella und FERD. SCHMIDT bei Succinea und Limax. WILSON gebraucht in seiner Nereisarbeit den Ausdruck right-handed und left-handed, KOFOID spricht bei Limax agrestis von einer right spiral und left spiral. Ich will in dieser Arbeit die Ausdrücke, die LILLIE für die Unionidenentwicklung anwandte, nämlich »dexiotropisch« für Rechtsdrehung und »leiotropisch« für Linksdrehung anwenden.

1. Genealogie der Furchungszellen.

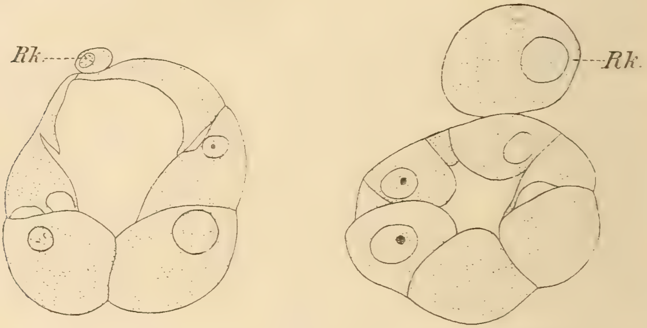
Das Ei von Limax maximus besteht aus zwei Hüllen, dem Eiweiß und dem darin schwimmenden Keime. Die äußere aus koncentrischen Lamellen bestehende Hülle ist sehr dick, die innere dagegen sehr zart, löst sich aber leicht von der äußeren ab. In dem sehr dünnflüssigen Eiweiß findet man stets ein gewundenes Häutchen, die sog. Chalaze. Im Übrigen kann ich Betreffs der Eihüllen auf GEGENBAUR verweisen, der sie sehr genau beschreibt, weiterhin auf FOL, der mehr im Allgemeinen die der Pulmonaten überhaupt behandelt, und schließlich noch auf WARNECK, der ebenfalls eine genaue Darstellung der Eihüllen von Limax agrestis giebt.

Ein Ei enthält in der Regel innerhalb seiner Hüllen nur einen Keim, doch kamen auch Fälle vor, wo mehrere Keime sich vorfanden, und zwar folgende:

1) Zwei Fälle mit zwei Keimen.
2) Ein Fall mit drei Keimen.
3) Ein Fall mit acht Keimen.
4) Ein Fall mit neunzehn Keimen.

Im Falle Nr. 3 entwickelten sich alle acht Keime bis zu acht Tage alten Embryonen, worauf sie wegen Platz- und Nahrungsmangel zu Grunde gingen. Der Fall Nr. 4 brachte es nur bis zur Richtungskörperbildung. Mangel an Eiweißstoffen im mütterlichen Eileiter ist wohl die Ursache solcher Abnormitäten, und bei der großen Zahl der producirten Eier auch leicht erklärlich, trotzdem zu diesen Zeiten die Eiweißdrüse eine ungeheure Ausdehnung gewinnt. Auch WARNECK beobachtete zuweilen mehrere Keime und Embryonen in einer Hülle, von Limnaeus giebt er sogar die hohe Zahl von 70 gefurchten Eiern in einer Hülle an.

Nachdem das Ei abgelegt ist, befindet es sich gerade vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens, es ist desshalb sehr leicht den ganzen etwa vier bis sechs Stunden in Anspruch nehmenden Vorgang im Leben zu verfolgen. Ausgestoßen werden zwei Richtungskörperchen, doch kommen zuweilen Theilungen derselben zu drei vor. Beide bleiben oft bis auf ziemlich späte Stadien erhalten, die Veränderungen, die sie dabei erleiden, sind sehr eigenthümlicher Natur. Schon KOFOID hat auf eine Größenzunahme der Richtungskörper hingewiesen, ich beobachtete Ähnliches. In der Regel liegen sie als kleine Körperchen mit öfter ganz deutlichem Kern und Kernkörper am animalen Pole des Eies. Bereits auf frühen Stadien beginnt nun zuweilen das Plasma derselben durch Flüssigkeitsaufnahme zu quellen und einen weitmaschigen Bau mit zahlreichen Vacuolen anzunehmen. Dieser Process erstreckt sich sogar auf den Kern, seine Umrisse werden undeutlicher, er nimmt ebenfalls an Größe zu, sein Inneres ist von Vacuolen erfüllt. Den Verlauf des ganzen Processes zeigen die Fig. 33 und 34 auf Taf. XXII, Fig. 33 den Beginn, Fig. 34 den Höhepunkt desselben. Die Größenzunahme kann nahezu die Hälfte des ganzen Keimes erreichen, sie wird durch die Textfiguren 1 und 2 in ihrem Verhältnisse zum ganzen Keime deutlich veranschaulicht. Aller Wahrscheinlichkeit nach endet der ganze Vorgang mit einem vollständigen Zerfalle der Richtungskörperchen, so dass diese Vorgänge also als Degenerationserscheinungen aufzufassen sind.



Textfig. 1. Textfig. 2.

Größenverhältnis zwischen Richtungskörperchen und Keim. Fig. 1 das Richtungskörperchen in seiner normalen Größe zeigend, Fig. 2 in seinem extrem angeschwollenen Zustande. Vergr. 248.

Erwähnen möchte ich noch ein weiteres eigenthümliches Verhalten eines Richtungskörperchens, wie es mir auf einem Präparate zu Gesicht kam (Taf. XXII, Fig. 32). Das eine Richtungskörperchen ist nämlich hier mit einer Furchungskugel denselben Process der Verschmelzung eingegangen, wie wir es bald von den Furchungszellen selbst sehen werden. Auch der Kern ist mit aller Schärfe erhalten. Jedenfalls spricht dieses Verhalten, wie ja auch sonst so vieles Andere, für die ursprüngliche Einatur des Richtungskörperchens.

Nach der Ausstoßung der Richtungskörperchen vereinigen sich der männliche und weibliche Vorkern zur Bildung der ersten Furchungsspindel, die stets dem animalen Pole stark genähert liegt (Taf. XX, Fig. 1). Hier beginnt auch die erste Furche einzuschneiden, allmählich nach dem vegetativen Pole sich hinabziehend, bis die Durchschnürung eine vollständige ist. Als Resultat ergeben sich zwei ganz oder nahezu gleich große Furchungskugeln. Die Durchschnürung ist eine so vollständige, dass überhaupt ein Zusammenhang beider Furchungskugeln nicht mehr zu beobachten ist (Taf. XX, Fig. 2). Es tritt dies namentlich auf Schnitten sehr deutlich hervor. Nun halten aber beide Furchungskugeln trotzdem stets fest zusammen, nie geschieht es bei einigermaßen vorsichtigem Verfahren, dass sie bei der Behandlung sich trennen, es kann also nur ein äußeres Mittel, eine Schleimschicht oder etwas Ähnliches, sie verbinden, wie schon WARNECK, MARK und KOFOID vermutheten.

Dieser Zustand ist nur ein kurzer, vorübergehender, bald beginnen die Zellen sich wieder einander zu nähern und fest an einander zu legen (Taf. XX, Fig. 3; Taf. XXII, Fig. 35). Dann tritt zwischen beiden Zellen ein Flüssigkeitsraum auf, der, sich allmählich vergrößernd, beide Zellen in ihrem Inneren weit von einander abhebt, sie nahezu die Gestalt einer einzigen Kugel annehmen lässt und eine äußere Grenze der Furchungsebene fast verschwinden macht. Des Näheren will ich aber hier auf diese Vorgänge nicht eingehen, sondern sie einem besonderen Kapitel vorbehalten.

Bei Limax agrestis verläuft nach KOFOID die erste Furche ganz in derselben Weise, auch hier treten zwei ganz oder nahezu gleiche Furchungskugeln auf, bei Siphonaria lepida beschreibt FUJITA ganz geringe Größenunterschiede beider Zellen. Ferner beobachtete LEREBOULLET an Limnaeus zwei völlig gleiche Furchungskugeln, dessgleichen BOBRETZKY bei Fusus, METCALF und KOWALEVSKY bei Chiton und schließlich FOL bei den gymnosomen Pteropoden. Im Übrigen findet man unter den Mollusken meist ziemlich bedeutende Größenunterschiede der beiden ersten Furchungskugeln vorherrschend. Unter den Prosobranchiern besitzt Nassa nach BOBRETZKY sehr starke Größendifferenzen, wozu bei dieser Form noch das eigenthümliche Auftreten einer kernlosen, sich abschnürenden und wieder verschmelzenden Dotterkugel kommt, eine Beobachtung, die neuerdings durch die Untersuchungen von CRAMPTON an Ilyanassa bestätigt wurde. Ungleich sind ferner die ersten Furchungskugeln bei Patella nach PATTEN und bei den Solenogastren (Dondersia) nach PRUVOT. Auch die Opisthobranchier schließen sich diesen Formen an, wie Umbrella nach HEYMONS, wenn auch hier unter ziemlichen Schwankungen, Aplysia nach MANFREDI und BLOCHMANN, Acera bullata nach LANGERHANS. Besonders stark ausgebildet ist diese Ungleichheit bei den thecosomen Pteropoden nach FOL, und dann vor Allem bei den Lamellibranchiaten, ich will hier nur Teredo nach HATSCHEK, Ostrea nach Horst, Cyclas nach Stauffacher, die Unioniden nach Rabl und Lillie, Cardium nach Lovén und schließlich nach demselben Autor noch Modiolaria anführen. Letztere zeigt außerdem eigenthümlicherweise dasselbe Verhalten wie Nassa durch Abschnürung einer Dotterkugel. Wir werden sehen, dass diese Gleichheit, bez. Ungleichheit von großer Bedeutung für das zeitliche Auftreten der zweiten Furchungsebene in beiden Zellen ist.

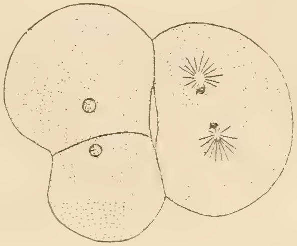
Der oben geschilderte Process einer weitgehenden Trennung und darauf folgenden Verschmelzung beider Furchungskugeln ist bis jetzt bereits bei einer großen Zahl von Mollusken beobachtet worden. Zunächst findet er sich bei Limax agrestis ganz in derselben typischen Weise, dessgleichen bei Succinea nach Ferd. Schmidt, bei Siphonaria lepida nach Fujita, bei Planorbis nach Rabl, bei Limnaeus stagnalis nach Wolfson und Lereboullet. Ferner ist dieser Process eine gewöhnliche Erscheinung bei den Prosobranchiern, so bei Neritina nach Blochmann, bei Paludina nach Tönniges, weiter wurde er beobachtet bei Chiton von Metcalf, bei Opisthobranchiern (Aplysia) von Manfredi, dessgleichen bei thecosomen Pteropoden von Fol. Auch bei den ferner stehenden Lamellibranchiaten finden sich ähnliche Vorgänge, so bei Cyclas nach Stauffacher und bei den Unioniden nach Rabl und Lillie.

Extrem ausgebildet ist dieser an sich so sonderbare Process in einer weit entfernten Thiergruppe, nämlich bei den Tricladen, allerdings in etwas modificirter Form. Hier erfolgt nach den Untersuchungen von Metschnikoff, Hallez und Ijima eine vollständige Loslösung der Furchungszellen von einander, sie liegen frei eingebettet in der Masse der Dotterzellen, um sich erst später bei der Bildung der Keimblätter wieder an einander zu schließen.

Zum Theil während der beschriebenen Verschmelzungsvorgänge, jedenfalls aber unmittelbar nach denselben, bemerkt man das Auftreten der zweiten Furchungsspindel, ebenfalls am animalen Pole gelegen, aber senkrecht zur Richtung der ersten (Taf. XX, Fig. 4). In der Regel treten beide Spindeln entsprechend der gleichen Größe der ersten Furchungskugeln gleichzeitig auf, nur einmal beobachtete ich, dass sich die eine Zelle schon getheilt hatte, während in der anderen noch die Spindel lag (Textfig. 3), also etwa entsprechend dem gleichen Stadium der Umbrellaentwicklung. Da dieser Fall ganz vereinzelt blieb, so ist er vielleicht als abnormal oder pathologisch zu deuten.

Bei den übrigen Mollusken ist dieses dreizellige Stadium ziemlich allgemein verbreitet, ich brauche sie hier nicht weiter aufzuzählen, da alle Formen, die in der obigen Übersicht mit ungleichen Furchungskugeln genannt wurden, ein solches aufzuweisen haben. Da sehr oft die kleine Furchungskugel wenig oder gar keinen Dotter enthält, so ist diese Verlangsamung der Theilung in der größeren Zelle wohl mit dem reicheren Dottergehalt derselben in Verbindung zu bringen. Nur bei Patella theilt sich auffallenderweise zuerst die größere Zelle. Bei den Formen, die gleich große Furchungskugeln besitzen, theilen sich beide Zellen stets gleichzeitig.

Unmittelbar nachdem die Tochterplatten aus einander gerückt sind, bemerkt man in den Furchungszellen eine kleine Größendifferenz, die sich aber bald wieder ausgleicht, in Taf. XX, Fig. 5 ist sie bereits nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Die zweite Furchungsebene steht senkrecht auf der ersten, schneidet aber das Ei ebenfalls in meridionaler Richtung durch, doch nicht mehr so tief wie die erste. Fig. 5 auf Taf. XX stellt das vierzellige Stadium unmittelbar nach seiner Durchschnürung vom animalen Pole aus dar, Fig. 7 und 8 auf Taf. XX zeigen es von zwei verschiedenen Seitenansichten. Diesen gegenüber stehen die Fig. 6 und 9, bei denen sich derselbe Process der Verschmelzung vollzogen hat, wie auf dem zweizelligen Stadium. Im Inneren des Furchungsstadiums, welches Fig. 9 darstellt, liegt wieder ein weiter Hohlraum, wodurch dieses Stadium eine so bedeutende Größe erhält.



Textfig. 3.
Dreizelliges Stadium vom animalen Pole. Vergr. 248.

Diese Verschmelzung der Zellen des Viererstadiums wurde ebenfalls schon öfter beobachtet, so zunächst von Kofoid bei Limax agrestis, von Warneck und Wolfson bei Limnaeus, von Rabl bei Planorbis, von Sarasin bei Bithynia, von Blochmann bei Neritina, von Manfredi bei einem Opisthobranchier (Aplysia) und schließlich von Stauffacher bei den Lamellibranchiaten (Cyclas). Bei den meisten dieser Formen wurde derselbe Process auch noch auf späteren Stadien beobachtet, ganz wie es hier bei Limax maximus auch der Fall ist, wesshalb ich auf ihre weitere Erwähnung späterhin verzichten kann.

Ein ganz besonderes Interesse verdient auf diesem Stadium die Lagerung der vier Furchungskugeln zu einander. Sie liegen nämlich nicht alle in einer Ebene, sondern über einander geschoben. Je zwei aus *AB* und *CD* hervorgegangene Zellen haben sich mit ihren gemeinsamen Achsen gegen einander verdreht, der Art, dass *A* links oben, *B* rechts unten, *C* wieder links oben und *D* wieder rechts unten liegt, wir haben also hier eine scharf ausgeprägte Linksdrehung vor uns, die Theilung erfolgte leiotropisch (Taf. XX, Fig. 8). An den Kernspindeln selbst tritt dieses Verhalten nur in sehr geringem Maße hervor, desto stärker aber an den bereits getheilten Zellen. Ein ganz ähnliches Verhalten beobachtete KOFOID bei Limax agrestis, HEYMONS bei Umbrella, und schließlich WILSON bei Nereis. Drehung der Spindel und Verschiebung der getheilten Blastomeren mögen dabei wohl Hand in Hand gehen, die Drehung der Spindel erscheint mir wenigstens bei Limax maximus zu gering, um allein die starke Lageverschiebung herbeiführen zu können, wie es HEYMONS von Umbrella annimmt.

Durch dieses Übereinanderlegen zweier Furchungskugeln, von denen also zwei in einer oberen und zwei in einer unteren Ebene liegen, kommen die sogenannten Querfurchen zu Stande, indem die beiden oberen sich am animalen Pole, die beiden unteren am vegetativen Pole in einer längeren Linie berühren. Natürlich werden dabei zugleich die oberen am vegetativen Pole und die unteren am animalen Pole aus einander gedrängt werden. In ihrer höchsten Ausbildung stehen beide Querfurchen genau senkrecht auf einander (Taf. XX, Fig. 6). Das Auftreten dieser Querfurchen scheint für die jüngsten Furchungsstadien vieler Mollusken konstant zu sein, so beobachtete KOFOID dieselben bei Limax agrestis, ferner RABL bei Planorbis eine obere Querfurche, CRAMPTON bei Ilyanassa eine parallele Lagerung derselben, weiter BOBRETZKY bei Fusus und Natica ebenfalls eine kreuzartige Lagerung der vier Zellen und eine breite Querfurche, sodann HEYMONS bei Umbrella eine ventrale, hier fehlt die dorsale. Bei Unioniden tritt nach LILLIE am animalen Pole eine Querfurche auf, bei Nereis nach den Untersuchungen von WILSON zunächst nur eine ventrale, und erst später eine kleine dorsale im rechten Winkel zu ersterer.

Was nun die Orientirung dieses Stadiums in Bezug auf den späteren Embryo betrifft, so kann ich mich hierin der Orientirung KOFOID's bei Limax agrestis nicht anschließen. KOFOID orientirte derartig, dass er die erste Theilungsebene als Transversalebene, die zweite als Medianebene betrachtete, so dass also dann *A* links vorn, *D* links hinten, *B* rechts vorn, *C* rechts hinten lagen. Ich halte es für richtiger, sowohl die erste wie zweite Furchungsebene in schiefem Winkel gegen die Medianebene geneigt zu betrachten, und diese selbst in die Richtung der Zellen *B* und *D* zu verlegen, so dass jetzt also *B* die Vorderseite, *D* die Hinterseite, *C* rechts und *A* links bedeuten würde, vorausgesetzt, dass der animale Pol die Oberseite, der vegetative die Unterseite darstellt. Auf eine weitere Begründung dieser Ansicht kann ich jedoch erst später eingehen, gestützt auf die Bildung der Mesodermzelle.

Die Orientirung des vierzelligen Stadiums von Seiten der verschiedenen Autoren ist bei den einzelnen Formen eine außerordentlich schwankende und widersprechende. Zwei Möglichkeiten der Orientirung kommen bei diesem Furchungsmodus in Betracht, entweder bilden die Furchungsebenen selbst die Achsen des künftigen Embryos, oder sie sind in einem bestimmten Winkel zu ihnen geneigt. Die erste Orientirung, nach welcher also die erste Furchungsebene Transversal-, die zweite Medianebene ist, benutzt CRAMPTON für Physa, HEYMONS für Umbrella, CONKLIN für Crepidula und schließlich WILSON für einen Anneliden, Nereis. Diesen gegenüber steht die zweite Art der Orientirung, mit einer Zelle vorn, einer hinten, einer rechts und einer links, wobei die hintere sich meist durch bedeutendere Größe auszeichnet. FUJITA orientirt auf diese Weise das vierzellige Stadium von Siphonaria lepida, RABL von Planorbis, v. ERLANGER von Bithynia, BLOCHMANN von Neritina und Aplysia, SALENSKY von Vermetus, FOL von den Pteropoden, LILLIE von den Unioniden und schließlich noch WHITMAN von Clepsine und LANG von Discocoelis. In den meisten Fällen gründet sich die Orientirung auf die Lage der Urmesodermzelle und das erste Auftreten der Bilateralität, ich werde desshalb später nochmals hierauf zurückkommen müssen.

Mit dem Schwinden des Flüssigkeitsraumes innerhalb des vierzelligen Furchungsstadiums beginnen sich die Kerne wieder zur Theilung vorzubereiten, das Resultat derselben sind vier neue Zellen am animalen Pole, die an Größe hinter den vegetativen bedeutend zurückstehen. Da man das vierzellige Stadium statt mit den Buchstaben *A*, *B*, *C* und *D*, auch mit a^3, b^3, c^3, d^3 bezeichnen kann, weil sie ja die dritte Generation bilden, so müssen nach den oben entwickelten Principien auf diesem Stadium die vier größeren, vegetativen Zellen mit $a^{4\cdot1}$, $b^{4\cdot1}$, $c^{4\cdot1}$, $d^{4\cdot1}$, die vier kleineren am animalen Pole mit $a^{4\cdot2}$, $b^{4\cdot2}$, $c^{4\cdot2}$, $d^{4\cdot2}$ benannt werden. Diese oberen Mikromeren bilden die erste Generation der Ektodermzellen, aus ihnen entstehen nur Theile des Ektoderms, während in den unteren noch alle drei Keimblätter enthalten sind. Betrachten wir die Richtung der Spindeln bei dieser Theilung, so verlaufen alle von links unten nach rechts oben, die abgeschnürten Mikromeren haben eine Verschiebung nach rechts hin erlitten, wir haben also eine ausgeprägte Rechtsdrehung oder Dexiotropie vor uns. Fig. 10 auf Taf. XX zeigt dieses Stadium vom animalen Pole, Fig. 11 von der Seite. Eine obere und untere Querfurche ist auch auf diesem Stadium noch zu unterscheiden, die vegetative von den Makromeren gebildet, die animale von den Mikromeren. Beide haben aber jetzt nicht mehr dieselbe rechtwinkelige Lage zu einander wie früher auf dem vierzelligen Stadium, sondern sie schneiden sich unter spitzem Winkel (Taf. XX, Fig. 10).

Eine ganz ähnliche Lageverschiebung der Querfurchen auf dem achtzelligen Stadium beobachtete Kofoid bei Limax agrestis und Rabl bei Planorbis. Sie findet ihre Erklärung in der Verschiebung der ganzen oberen Vierergruppe nach rechts, welcher sich die Querfurche anschließen musste, so dass die ursprünglich rechtwinkelige Kreuzlagerung in eine schiefwinkelige überging.

Höchst eigenthümlich ist der nach der Abschnürung wieder erfolgende Process der gegenseitigen Verschmelzung, ganz entsprechend den früheren Stadien, er führt abermals zu einer fast vollkommenen Abrundung des ganzen Keimes, wie es Taf. XX, Fig. 12 und namentlich Fig. 13 zeigt. Des Näheren will ich, wie gesagt, auf diese Vorgänge erst später eingehen.

Wieder treten unmittelbar nach diesem Stadium der Verschmelzung neue Spindelfiguren in den Zellen auf, aber nicht gleichzeitig in beiden Vierergruppen, die vegetativen Zellen eilen den animalen in der Theilung um eine Phase voraus. Es muss dadurch zur Bildung eines zwar schnell vorübergehenden, aber doch konstanten, zwölfzelligen Stadiums kommen, denn während in $a^{4 \cdot 1}$ bis $d^{4 \cdot 1}$ die Tochterplatten schon aus einander gerückt sind, liegen in $a^{4.2}$ bis $d^{4 \cdot 2}$ noch die Äquatorialplatten, und während dann $a^{4 \cdot 1}$ bis $d^{4 \cdot 1}$ sich schon vollständig getheilt haben, treten in $a^{4.2}$ bis $d^{4 \cdot 2}$ erst die Tochterplatten auf (Taf. XX, Fig. 14—16). Kofoid stellt ein konstantes zwölfzelliges Stadium für Limax agrestis in Abrede, indem die Furchung in den meisten Fällen vom achtzelligen direkt zum sechzehnzelligen überging, nach den Stadien, die ich von Limax maximus zu Gesicht bekam, möchte ich ein solches für diese Form als ziemlich konstant betrachten. Dasselbe that schon WARNECK für Limax sowohl als für Limnaeus, ferner beschrieb FERD. SCHMIDT ein solches neuerdings bei Succinea, dann RABL bei Planorbis, CRAMPTON bei Physa, BLOCHMANN bei Neritina, TÖNNIGES bei Paludina und schließlich HEYMONS bei Umbrella. Stets ist es hervorgegangen aus der Abschnürung der zweiten Ektodermgeneration, stets folgt unmittelbar darauf die Theilung der ersten Ektodermgeneration, mit Ausnahme von Umbrella, wo direkt die dritte Ektodermgeneration unmittelbar darauf sich abschnürt, wesshalb bei dieser Form das zwölfzellige Stadium am längsten bestehen bleibt. Nur bei Chiton wird nach METCALF ein derartiges Stadium vollständig übersprungen, KOWALEVSKY dagegen bezeichnet es hier nur als schnell vorübergehend.

Das schließliche Resultat dieser acht Theilungen ist ein sechzehnzelliges Stadium, es bildet mit seinen gesammten Zellen die fünfte Generation. Die Theilprodukte von $a^{4\cdot1}$ bis $d^{4\cdot1}$ sind also mit $a^{5\cdot1}$ bis $d^{5\cdot1}$ und mit $a^{5\cdot2}$ bis $d^{5\cdot2}$ zu bezeichnen, und diejenigen von $a^{4\cdot2}$ bis $d^{4\cdot2}$ mit $a^{5\cdot3}$ bis $d^{5\cdot3}$ und mit $a^{5\cdot4}$ bis $d^{5\cdot4}$. Die Vierergruppe 5.1 liegt am vegetativen Pole, 5.4 am animalen, dazwischen die übrigen. In beiden Vierergruppen war der Verlauf der Spindeln von rechts unten nach links oben gerichtet, wir haben also hier wieder eine leiotropische Theilung vor uns. Da, wie oben erwähnt, $a^{4\cdot2}$ bis $d^{4\cdot2}$ die erste Ektodermgeneration bildete, so stellen natürlich ihre Theilprodukte, 5.3 und 5.4, rein ektodermale Zellen dar, dazu sind aber jetzt noch als zweite Ektodermgeneration $a^{5\cdot2}$ bis $d^{5\cdot2}$ gekommen, während 5.1 immer noch Bestandtheile aller drei Keimblätter enthält.

Das ausgebildete sechzehnzellige Stadium stellen die Fig. 17 bis 20 auf Taf. XXI dar. Sehr auffallend ist die außerordentliche große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen, man sieht in Fig. 17 gleichsam vier Stockwerke über einander liegen, die wechselseitig in einander greifen. 5.1 und 5.3 entsprechen einander genau in ihrer Lage, und eben so, mit jenen abwechselnd, 5.2 und 5.4. Schon WARNECK fiel dieser regelmäßige Aufbau der Furchungszellen bei Limax und Limnaeus auf, dass nämlich eine Zelle stets in dem von zwei anderen gebildeten Winkel lag. METCALF formulirte dieses Verhalten bei Chiton durch den Satz, dass jede Zelle in demselben Meridiane liege wie ihre Großmutterzelle. KOFOID geht bei Limax agrestis in Anpassung an die geringen Größenunterschiede der

Furchungszellen, die eine Unterscheidung von Mutter- und Tochterzellen nicht recht zulassen, von den Quadranten aus und legt einen Meridian durch die Mitte derselben, so dass dann 5.1 und 5.4 in denselben zu liegen kommen, 5.2 links und 5.3 rechts, alle Theilungsprodukte sind also dann ihrer Lage nach genau bestimmt.

Eine untere Querfurche, gebildet von $b^{5.1}$ und $d^{5.1}$, ist noch deutlich zu erkennen, während die obere aus $a^{5.4}$ und $c^{5.4}$ nur schwach ausgeprägt ist (Taf. XXI, Fig. 19, 20).

Der Unterschied zwischen Mikromeren und Makromeren tritt jetzt bereits sehr zurück. Wenn auch eine allmähliche Größenabnahme vom vegetativen zum animalen Pole bemerkbar ist, so übertreffen doch die eigentlichen Makromeren (5.1) die folgende Vierergruppe (5.2) nur wenig an Größe. Es erschwert dieser Umstand bald in hohem Maße das weitere Studium der Furchung, da ein wichtiges Hilfsmittel der Orientirung durch sie verloren geht. Bei vielen anderen Mollusken finden wir dagegen gerade die Makromeren außerordentlich scharf ausgeprägt und bis auf späte Stadien hin erhalten, ich will hier nur Planorbis, dann unter den Prosobranchiern Nassa, Fusus, Neritina und Bithynia, unter den Opisthobranchiern Umbrella und Aplysia und schließlich noch die Pteropoden anführen, während dagegen Paludina nach Bütschli und Tönniges Größenunterschiede zwischen Makro- und Mikromeren ebenfalls sehr bald nicht mehr erkennen lässt.

Den Abschluss der fünften Generation bildet eben so wie in den vorhergehenden Stadien wieder eine Verschmelzung der Furchungszellen. Der Gegensatz zwischen den Fig. 17 und 18 auf Taf. XXI ist noch ein recht auffallender, bei ersterer tritt jede einzelne Zelle scharf abgerundet für sich aus dem zusammenhängenden Ganzen hervor, bei letzterer dagegen bilden alle in ihrer Gesammtheit eine flach gewölbte Kugelfläche.

Die nächstfolgende, sechste Generation müsste aus der Theilung der vorhandenen 16 Zellen direkt ein 32-zelliges hervorgehen lassen, in dieser regelmäßigen Weise verläuft aber nunmehr die Furchung nicht weiter. Das 24-zellige Stadium ist die nächste scharfe Marke, auf der wieder alle Zellen gleichzeitig sich in Ruhe befinden. Eingeleitet wird dieses Stadium durch das Auftreten von Theilungsspindeln in den beiden am vegetativen Pole gelegenen Vierergruppen. Am animalen Pole verharren die Gruppen 5.3 und 5.4 noch vollständig auf dem Stadium der Verschmelzung, während am vegetativen Pole die in Folge ihrer Theilung abgerundeten Zellen scharf hervortreten (Taf. XXI, Fig. 22)[1]. Fig. 21 zeigt dasselbe Präparat vom vegetativen Pole, wobei sehr klar eine untere Querfurche hervortritt. Die Richtung der Spindeln verläuft in beiden Vierergruppen gleich, nämlich von links unten nach rechts oben, die Theilung erfolgt also dexiotropisch, entgegengesetzt der vorhergehenden Generation.

Das schließliche Resultat ist also ein 24-zelliges Stadium, wie es Fig. 25 auf Taf. XXI vom vegetativen Pole darstellt. Die Theilung aller Zellen erfolgt nicht ganz gleichzeitig, es finden sich nicht nur Zeitunterschiede zwischen beiden Vierergruppen, wobei 5.1 am vegetativen Pole etwas vor 5.2 voraus ist, es treten selbst Differenzen innerhalb der Spindeln einer Vierergruppe auf. Wir erhalten so ein 22-zelliges Stadium, welches Fig. 23 vom animalen, Fig. 24 vom vegetativen Pole zeigt. 5.1 hat sich bereits vollständig in 6.1 und 6.2 getheilt, in $c^{6\cdot 1}/c^{6\cdot 2}$ und in $d^{6\cdot 1}/d^{6\cdot 2}$ sind allerdings die Spindelfasern noch angedeutet, in $a^{6\cdot 1}$, $a^{6\cdot 2}$ und $b^{6\cdot 1}$, $b^{6\cdot 2}$ aber haben sich die Kerne bereits rekonstruirt. 5.2 dagegen zeigt die eben vollzogene Theilung erst in $a^{6\cdot 3}/a^{6\cdot 4}$ und in $b^{6\cdot 3}/b^{6\cdot 4}$, während $c^{5\cdot 2}$ und $d^{5\cdot 2}$ noch wohl ausgebildete Spindelfiguren zeigen, deren Tochterplatten gerade aus einander zu rücken beginnen, um sich schließlich auch in $c^{6\cdot 3}$, $c^{6\cdot 4}$ und $d^{6\cdot 3}$, $d^{6\cdot 4}$ zu theilen. Es ist hier das erste Mal, dass uns so große Zeitunterschiede in der Theilung der Zellen einer einzelnen Vierergruppe entgegentreten, in der Folge wird dies noch öfter der Fall sein. Bei anderen Formen ist dieses Verhalten zuweilen in außerordentlich starkem Maße ausgeprägt, am stärksten vielleicht bei den Unioniden, bei denen nach den Untersuchungen von LILLIE stets die Theilungen einer Vierergruppe in öfter ganz bestimmter Reihenfolge hinter einander auftreten.

Bemerkenswerth ist auf diesem Stadium, dass jetzt eine untere und obere Querfurche wieder deutlich ausgeprägt sind, erstere gebildet von den Zellen $b^{6\cdot 1}$ und $d^{6\cdot 1}$, letztere von $a^{5\cdot 4}$ und $c^{5\cdot 4}$. Von den neu entstandenen Zellen bilden natürlich 6.3 und 6.4 wieder reine Ektodermzellen, als dritte Ektodermgeneration kommt aber jetzt noch 6.2 hinzu, so dass jetzt insgesammt 20 Ektodermzellen vorhanden sind, bestehend aus den Vierergruppen: 5.4, 5.3, 6.4, 6.3,

---

[1] Die Deutung dieser Figur macht einige Schwierigkeiten, da die Vierergruppen 5.2 und 5.3 an der Grenze, wo die Verschmelzung beginnt, sich in ihrer Lagebeziehung etwas verschoben haben (vgl. Taf. XXI, Fig. 17). Namentlich hat sich $a^{5\cdot 2}$ stark über $d^{5\cdot 3}$ vorgedrängt.

6.2. Ein Unterschied in der Größe zwischen Makromeren und Mikromeren ist jetzt überhaupt nicht mehr zu erkennen und tritt auch in der Folgezeit nicht mehr auf. Die vier Zellen am vegetativen Pole, 6.1, bleiben nunmehr im Zustande der Ruhe bis zur Mesodermbildung, zunächst erfolgt nur eine weitere Vermehrung der Ektodermzellen.

Wie schon erwähnt, bildet das 24-zellige Stadium wieder eine Marke im Verlaufe der Furchung, indem alle Zellen verschmelzen und eine Zeit lang im Zustande der Ruhe verharren, bis neue Theilungsspindeln auftreten. Dies geschieht zunächst am animalen Pole in der Gruppe 5.4, deren Zellen vom 16-zelligen Stadium her geruht haben, deren Theilung also ebenfalls der sechsten Generation angehört. In Fig. 26 auf Taf. XXI sieht man die scharf ausgebildeten Spindeln liegen, die Rechtsdrehung ist wohl schon einigermaßen an ihrer Lage zu erkennen, deutlich tritt dieselbe aber nach der Abschnürung hervor (Taf. XXI, Fig. 31). Gemäß ihrer Lage am animalen Pole werden die Theilprodukte die Bezeichnungen $a^{6 \cdot 7}$ bis $d^{6 \cdot 7}$ und $a^{6 \cdot 8}$ bis $d^{6 \cdot 8}$ tragen, sie vermehren die Zahl der Ektodermzellen auf 24. Bei Limax agrestis verläuft nach Kofoid die Bildung des 28-zelligen Stadiums meist in derselben Weise, zuweilen aber eilt die Gruppe 6.2 voraus.

Von den Zellen der fünften Generation haben sich also jetzt alle Vierergruppen mit Ausnahme der Zellen 5.3 getheilt. Letztere bleiben, wie wir sehen werden, noch ziemlich lange bestehen, während Theilungen zur siebenten Generation ihnen vorauseilen.

Abermals treten zwei Vierergruppen fast gleichzeitig in das Stadium der Theilung ein, nämlich 6.2 und 6.4 (Taf. XXI, Fig. 27). Am animalen Pole liegt eine vollkommen vacuolisirte Partie, bestehend aus 5.3 und den Theilprodukten von 5.4, nämlich 6.7 und 6.8, während die in Theilung begriffenen Zellen sich stark abgerundet haben und scharf aus dem Zusammenhange des Ganzen hervortreten. Die Richtung der Spindeln verläuft in beiden Vierergruppen deutlich von rechts unten nach links oben, es tritt also jetzt in der siebenten Generation wieder ausgeprägte Leiotropie auf. In der Zeitfolge der einzelnen Theilungen sind einige Differenzen vorhanden. In der unteren Vierergruppe, 6.2, sind die Tochterplatten schon aus einander gerückt ($a^{7 \cdot 3}/a^{7 \cdot 4}$), ja haben sich die Zellen zum Theil schon vollständig getheilt ($b^{7 \cdot 3}/b^{7 \cdot 4}$ und $d^{7 \cdot 3}/d^{7 \cdot 4}$), während in der oberen, 6,4, noch wohl ausgebildete Äquatorialplatten vorhanden sind. Durch diese neuen Theilungen entsteht also ein 36-zelliges

Stadium, die neu entstandenen Zellen, die wir einmal als Derivate von 6.2 mit 7.3 und 7.4, und weiterhin als Derivate von 6.4 mit 7.7 und 7.8 bezeichnen müssen, vermehren die Zahl der Ektodermzellen um acht neue, im Ganzen sind jetzt 32 vorhanden. Auf den Fig. 28 und 31 von Taf. XXI sind diese Zellen mit ihren Kernen deutlich zu erkennen.

Das 36-zellige Stadium bildet einen wichtigen Abschnitt im Verlaufe der ganzen Furchung. Die nächstfolgende Theilung führt zu einer Sonderung der Keimblätter, durch sie wird das mittlere Keimblatt in Folge der Loslösung der Urmesodermzelle angelegt.

Bevor ich aber auf die eben angedeuteten Verhältnisse näher eingehe, muss ich noch einige kleine Differenzen besprechen, die sich auf diesem Stadium mit der KOFOID'schen Entwicklung von Limax agrestis ergeben. Nach seinem Schema der Furchung geht 6.2 der Theilung von 5.4 voraus (siehe oben), es folgt dann die Theilung von 6.1, d. h. die Bildung der Mesodermzelle, und dann erst 6.4. Nach seiner Beschreibung scheint jedoch bei Limax agrestis eine ganz konstante Reihenfolge nicht vorhanden zu sein, wie ich sie für Limax maximus annehmen muss, alle Stadien, die mir vom 24- bis 40-zelligen Stadium zu Gesichte kamen — und ich war in der Lage, sie in größerer Anzahl studiren zu können — ließen allein die oben angegebene Reihenfolge als richtig erscheinen. Namentlich tritt die Theilung von 5.4 stets direkt nach dem 24-zelligen Stadium, und weiterhin die Theilung von 6.1 zur Bildung der Mesodermzelle stets erst nach dem 36-zelligen Stadium auf, und nicht, wie KOFOID angiebt, nach dem 32-zelligen.

Eingeleitet wird diese wichtige Theilung der Vierergruppe 6.1 durch das Auftreten von Kernspindeln in den direkt am vegetativen Pole gelegenen Zellen, denselben, von denen wir die bisherigen drei Ektodermgenerationen successive ableiten. Die Theilungsspindeln treten in zeitlich recht weit aus einander liegender Folge auf. $a^{6\cdot 1}$ zeigt noch die Äquatorialplatte, in $c^{6\cdot 1}$ sind die Tochterplatten eben aus einander gerückt, während in $d^{6\cdot 1}$ die Durchschnürung sich bereits vollzogen hat, und in $b^{6\cdot 1}$ die Kerne sich schon rekonstruirt haben (Taf. XXI, Fig. 28). Die Spindelrichtung verläuft von rechts unten nach links oben, die Theilung ist also leiotropisch, entsprechend der siebenten Generation. Es tritt dies weniger deutlich an den Spindeln selbst als an der Lage der abgeschnürten Zellen hervor (Taf. XXI, Fig. 29). Das Schicksal der Theilprodukte dieser vier Zellen der Gruppe 6.1 ist nicht für alle das gleiche. Gleich verhalten sich nur diejenigen von $a^{6\cdot 1}$, $b^{6\cdot 1}$ und $c^{6\cdot 1}$, indem diese sich einfach den übrigen Furchungskugeln zugesellen. Die am vegetativen Pole gelegenen, aus der neuen Theilung entstandenen Zellen müssen wir mit $a^{7\cdot 1}$, $b^{7\cdot 1}$ und $c^{7\cdot 1}$, die dem animalen Pole sich nähernden mit $a^{7\cdot 2}$, $b^{7\cdot 2}$, $c^{7\cdot 2}$ bezeichnen.

Es erhebt sich nun die Frage, sind diese neu entstandenen Zellen $a^{7\cdot 2}$, $b^{7\cdot 2}$, $c^{7\cdot 2}$, noch als eine vierte Ektodermgeneration zu bezeichnen, oder stellen sie bereits reine Entodermzellen dar, gemeinsam mit der Vierergruppe 7.1. Diese Frage ist hier außerordentlich schwierig zu entscheiden, wir haben keinen Anhaltspunkt in dem Größenunterschied von Makromeren und Mikromeren, keinen in einer etwaigen Einstülpung. Denn der Unterschied in der Größe zwischen Makromeren und Mikromeren beginnt, wie oben gesagt, bereits auf dem 16-zelligen Stadium zu verschwinden, und eine Gastrulationseinstülpung, d. h. also eine scharfe Differenzirung des Entoderms, erfolgt erst auf einer späteren Stufe, auf einem Stadium von sicherlich einigen hundert Zellen. Ich muss es also ganz unentschieden lassen, ob Limax maximus nicht noch eine vierte oder gar fünfte Generation von Ektodermzellen bildet. Höchstens könnte man die drei Ektodermgenerationen durch einen Vergleich mit anderen Formen aufrecht erhalten, die in dieser Frage keinen Zweifel lassen, und bei denen stets unmittelbar vor dem Auftreten der Urmesodermzelle die Bildung der Ektodermgenerationen abgeschlossen ist. Aber ein solches Verfahren ist kein Beweis, ist es doch möglich, dass hier eine scharfe Grenze sich überhaupt nicht ziehen lässt, dass beide Blätter an ihren Rändern untrennbar in einander übergehen und eine wirkliche Differenzirung erst mit der Gastrula auftritt.

Das Vorhandensein dreier Ektodermgenerationen ist für eine große Zahl von Mollusken bereits angegeben worden, sie sind für diesen Furchungsmodus geradezu typisch. So beschreibt RABL drei Generationen für Planorbis, CONKLIN für Crepidula, BLOCHMANN für Neritina, CRAMPTON für Ilyanassa, FOL für Heteropoden und Pteropoden, HEYMONS für Umbrella, BLOCHMANN für Aplysia, und schließlich LILLIE für die Unioniden. Für einen Anneliden (Nereis) werden sie von WILSON beschrieben. Eine größere Zahl von Ektodermgenerationen besitzt nach den neuesten Untersuchungen von FUJITA Siphonaria lepida, nämlich vier, und auch für Vermetus giebt SALENSKY drei bis vier an, während BOBRETZKY für Nassa und Fusus nur unbestimmt eine größere Anzahl erwähnt.

Wir kommen jetzt zu der bisher noch nicht besprochenen Theilung der Zelle $d^{6 \cdot 1}$. Hervorzuheben ist zunächst die auffallende Kleinheit des einen Theilproduktes, $d^{7 \cdot 1}$, gegenüber dem zweiten $d^{7 \cdot 2}$, was deutlich selbst noch auf späteren Stadien (Taf. XXI, Fig. 29 und 30) hervortritt. Auch Fujita bildet auf dem entsprechenden Stadium von Siphonaria lepida eine solche kleine Zelle ab, ferner erwähnen sie Rabl bei Planorbis und Heymons bei Umbrella. Ein ganz besonderes Interesse verdient aber die Zelle $d^{7 \cdot 2}$, in Fig. 28 ist sie gerade abgeschnürt, in Fig. 29 hat sie, abweichend von den entsprechenden Zellen der übrigen Quadranten, ihre Lage geändert, indem sie nicht an der Oberfläche der Furchungskugel verharrt, sondern sich in das Innere derselben zu verschieben beginnt, und zwar direkt unter die kleine Zelle $d^{7 \cdot 1}$. Weiterhin zeichnet sie sich vor allen übrigen Zellen ihrer Umgebung durch etwas dunkler gefärbtes Plasma aus. In Fig. 30 auf Taf. XXI ist diese Einschiebung zwischen die übrigen Zellen vollzogen. $d^{7 \cdot 2}$ liegt jetzt vollkommen im Inneren der Furchungskugel, losgelöst aus dem Verbande der übrigen Zellen, sie stellt nunmehr die Urmesodermzelle dar, aus der sich, wie später noch genauer gezeigt werden wird, das gesammte mittlere Keimblatt entwickelt. Auf die Litteratur der Mesodermbildung werde ich bei dieser Gelegenheit ebenfalls näher eingehen.

Das zuletzt beschriebene, nunmehr vierzigzellige Stadium ist noch in anderer Beziehung interessant, indem es uns ein Merkmal für eine Orientirung in die Hand giebt. Betrachten wir Fig. 30 auf Taf. XXI, so sehen wir einzelne Zellenstreifen in engerem Zusammenhange über die Kugeloberfläche verlaufen, zunächst einen unpaaren, gebildet aus $b^{7 \cdot 1}$, $b^{7 \cdot 2}$ und $b^{6 \cdot 3}$, ferner zwei zu einander symmetrische, bestehend einerseits aus $a^{7 \cdot 1}$, $a^{7 \cdot 2}$, $a^{6 \cdot 3}$, andererseits aus $c^{7 \cdot 1}$, $c^{7 \cdot 2}$, $c^{6 \cdot 3}$. Dazwischen liegen die Vierergruppen 7.3 und 7.4. In dem Quadranten der Zelle *d* dagegen vermisst man einen derartigen Zellenstreifen, hier liegen nur $d^{7 \cdot 1}$ und $d^{6 \cdot 3}$, es ist dies eben eine direkte Folge des Ausfalls von $d^{7 \cdot 2}$. Der radiäre Bau des ganzen Keimes, der bisher streng gewahrt war, wird hierdurch zerstört, der Keim ist jetzt bilateral symmetrisch geworden. Bezeichnet man nämlich die Lage der Mesodermzelle als hinten, so muss dann auch der Quadrant *d* hinten, ferner *b* vorn, *c* rechts und *a* links liegen, immer vorausgesetzt, dass der animale Pol die Oberseite, der vegetative die Unterseite darstellt. Ist für dieses Stadium eine solche Orientirung festgestellt, so kann man nun rückwärts schließen und dadurch eine begründete Orientirung des vierzelligen Stadiums gewinnen, bei welchem also demnach die Medianebene durch die Quadranten *B* und *D*, die Transversalebene durch *A* und *C* zu legen ist, ganz entsprechend dem 40-zelligen Stadium. Wie schon erwähnt, weicht die Orientirung Kofoid's für Limax agrestis von der meinigen ab, aber seine Gründe, die auf einer kleinen, seitlichen Verschiebung der Urmesodermzelle in die Richtung der zweiten Furchungsebene beruhen, erscheinen mir ohne Belang, da zwar entsprechend der Linksdrehung zunächst eine schwache Verschiebung erfolgt, jede spätere derartige Lagebestimmung aber bei einer nur etwas schiefen Lage des Keimes außerordentlich leicht auf Täuschung beruhen kann. Volle Gewissheit würde meine Orientirung erlangen, wenn es mir gelungen wäre, die Furchung bis zur Theilung der Urmesodermzelle zu verfolgen, da dann die Symmetrieebene deutlich hervortreten muss, aber diese Theilung erfolgt ziemlich spät, zu einer Zeit, wo die Zellen des Keimes schon zahlreicher geworden und weniger von einander unterschieden sind, so dass von einer äußeren Symmetrie der Furchungszellen dann nichts mehr zu erkennen ist.

Günstiger liegen die Verhältnisse bei Siphonaria lepida, wo nach Fujita bereits auf dem 38-zelligen Stadium die Theilung der Urmesodermzelle erfolgt. Der genannte Forscher bemerkte ebenfalls die Unterbrechung des radiären Baues der äußeren Keimkugel, ganz meiner Beobachtung entsprechend, so dass ich also seine Orientirung wohl als eine weitere Stütze der meinigen heranziehen darf. Auf die Orientirung anderer Formen seitens verschiedener Autoren bin ich bereits an früherer Stelle eingegangen, hier möchte ich nur noch hervorheben, dass auch sie sich meist auf die Lage der Urmesodermzelle und die durch dieselbe hergestellte Bilateralität stützten, wie z. B. Heymons bei Umbrella, Rabl bei Planorbis, v. Erlanger bei Bithynia. Treten Organanlagen auf frühen Stadien bereits auf, so sind diese natürlich ebenfalls sehr wichtige und werthvolle Hilfsmittel für die Orientirung, man vergleiche nur die Unionidenentwicklung Lillie's und die Nereisentwicklung von Wilson.

An die Theilung der Vierergruppe 6.1 schließen sich unmittelbar wieder einige Theilungen im Gebiete der Ektodermzellen an. Wir erinnern uns, dass von den Vierergruppen der sechsten Generation noch eine einzige, nämlich 5.3, übrig geblieben war, während alle übrigen sich schon in die sechste, ja siebente Generation theilten. Die Theilung von 5.3 tritt in Fig. 31 auf Taf. XXI auf, und zwar in sehr markanter, von allen bisherigen verschiedener Weise. Zunächst treten die sich theilenden Furchungskugeln in äußerst scharfer, abgerundeter Form aus dem übrigen Zellverbande hervor, sie bilden weit vorspringende Erhebungen. Sehr auffallend ist das Verhalten der Spindeln. So lange noch die Äquatorialplatte ausgebildet ist, tritt die Dexiotropie der sechsten Generation deutlich hervor ($c^{5.3}$ und $d^{5.3}$), bei der Ausbildung der Tochterplatten erfährt aber die ganze Theilungsfigur eine Lageveränderung, sie stellt sich parallel dem Äquator ein, die Theilung erfolgt senkrecht darauf in der Richtung eines Meridians ($a^{5.3}$, $b^{5.3}$). Die neu entstandenen Zellen sind mit 6.5 und 6.6 zu bezeichnen, sie stellen Ektodermzellen dar.

Ganz dasselbe beobachtete Kofoid bei Limax agrestis, bei welcher Form auf demselben Stadium die gleiche Erscheinung auftritt. Bei Chiton bemerkte Metcalf eine äquatoriale Richtung der Spindel zuerst auf dem 40-zelligen Stadium, und ähnlich verhält es sich bei Nereis nach Wilson.

Die letzte noch zur sicheren, direkten Beobachtung, wenigstens in ihrer Vorbereitung gelangende Theilung war diejenige der Vierergruppe 6.3. In Fig. 30 auf Taf. XXI ist der Kern in $c^{6.3}$ bereits zur Spindelbildung aufgelöst. Es werden hieraus schließlich die Vierergruppen 7.5 und 7.6 resultiren, so dass wir jetzt ein 48-zelliges Stadium vor uns haben, bestehend insgesammt aus:

43	Ektodermzellen (wovon drei vielleicht Entodermzellen),
4	Ekto-Entodermzellen (resp. reine Entodermzellen),
1	Mesodermzelle.
48	Zellen.

War schon das Studium der zuletzt beschriebenen Stadien in Folge der großen Undurchsichtigkeit und schweren Färbbarkeit des Keimes, fernerhin in Folge des Mangels an fast jeder Orientirungsmarke äußerst mühselig, so wird nun ein weiteres Verfolgen der Furchungsvorgänge nahezu unmöglich, zumal da die Einlagerung stark tingirbarer Eiweißtropfen, die schon auf früheren Stadien beginnt, jetzt so sehr überhand nimmt, dass eine Deutung der Kerne zwischen denselben sehr unsicher wird. An einigen nur wenig älteren Stadien machte ich noch die Beobachtung, dass die rein meridionale Theilungsrichtung jetzt häufiger aufzutreten scheint, und zwar schien mir die nächste der Gruppe 7.4 anzugehören. Im Übrigen erfolgt die Theilung sowohl am animalen wie vegetativen Pole jetzt ziemlich schnell und führt zur Bildung eines vielzelligen Keimes, dessen weitere Schicksale wir bei der Gastrulation kennen lernen werden.

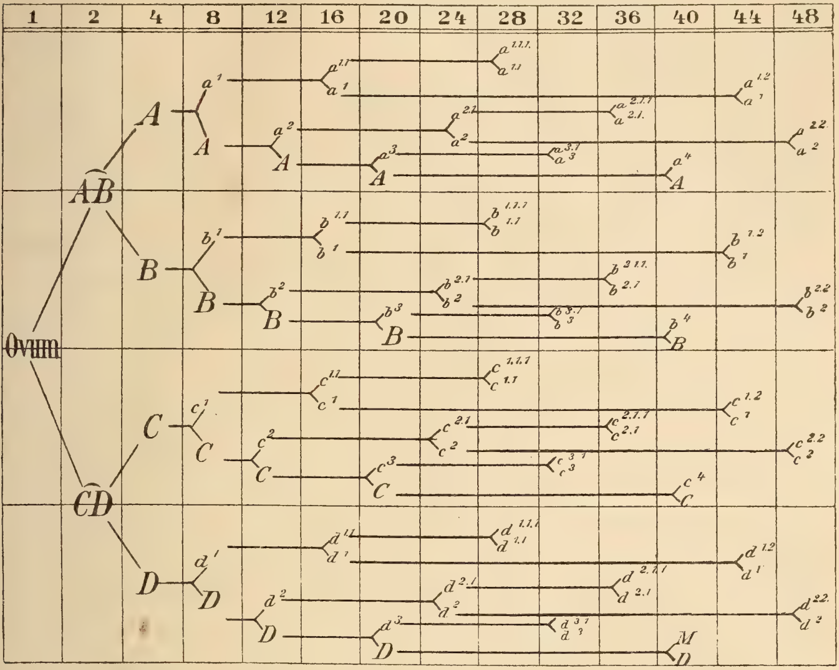
Im Einzelnen nochmals auf die ganze Litteratur über die Spiralfurchung einzugehen, halte ich für überflüssig, da das, was irgendwie für die Furchung von Limax maximus von Interesse sein könnte, in der obigen Schilderung bereits eingeflochten ist, und da wir außerdem sowohl in der Unionidenentwicklung Lillie's als auch in der Limaxarbeit von Kofoid eine ausführliche Litteraturübersicht besitzen, auf die ich nur zu verweisen brauche.

Zum Schlusse möchte ich die bisher gewonnenen Resultate übersichtlich in Gestalt einer Tabelle zusammenfassen, und zwar zunächst in dem Kofoid'schen Systeme, und dann aus den oben entwickelten Gründen auch in dem Wilson-Lillie'schen.

I. Schema der Furchung von Limax maximus (System nach Kofoid).

Generation	Zahl der Zellen	*A*	*B*	*C*	*D*	Drehung der Spindel
VII. Generat.	36	$a^{6\cdot4}$ zu $\begin{cases}a^{7\cdot8}\\a^{7\cdot7}\end{cases}$	$b^{6\cdot4}$ zu $\begin{cases}b^{7\cdot8}\\b^{7\cdot7}\end{cases}$	$c^{6\cdot4}$ zu $\begin{cases}c^{7\cdot8}\\c^{7\cdot7}\end{cases}$	$d^{6\cdot4}$ zu $\begin{cases}d^{7\cdot8}\\d^{7\cdot7}\end{cases}$	Leiotrop.
	48	$a^{6\cdot3}$ zu $\begin{cases}a^{7\cdot6}\\a^{7\cdot5}\end{cases}$	$b^{6\cdot3}$ zu $\begin{cases}b^{7\cdot6}\\b^{7\cdot5}\end{cases}$	$c^{6\cdot3}$ zu $\begin{cases}c^{7\cdot6}\\c^{7\cdot5}\end{cases}$	$d^{6\cdot3}$ zu $\begin{cases}d^{7\cdot6}\\d^{7\cdot5}\end{cases}$	
	32	$a^{6\cdot2}$ zu $\begin{cases}a^{7\cdot4}\\a^{7\cdot3}\end{cases}$	$b^{6\cdot2}$ zu $\begin{cases}b^{7\cdot4}\\b^{7\cdot3}\end{cases}$	$c^{6\cdot2}$ zu $\begin{cases}c^{7\cdot4}\\c^{7\cdot3}\end{cases}$	$d^{6\cdot2}$ zu $\begin{cases}d^{7\cdot4}\\d^{7\cdot3}\end{cases}$	
	40	$a^{6\cdot1}$ zu $\begin{cases}a^{7\cdot2}\\a^{7\cdot1}\end{cases}$	$b^{6\cdot1}$ zu $\begin{cases}b^{7\cdot2}\\b^{7\cdot1}\end{cases}$	$c^{6\cdot1}$ zu $\begin{cases}c^{7\cdot2}\\c^{7\cdot1}\end{cases}$	$d^{6\cdot1}$ zu $\begin{cases}d^{7\cdot2}=M\\d^{7\cdot1}\end{cases}$	
VI. Generat.	28	$a^{5\cdot4}$ zu $\begin{cases}a^{6\cdot8}\\a^{6\cdot7}\end{cases}$	$b^{5\cdot4}$ zu $\begin{cases}b^{6\cdot8}\\b^{6\cdot7}\end{cases}$	$c^{5\cdot4}$ zu $\begin{cases}c^{6\cdot8}\\c^{6\cdot7}\end{cases}$	$d^{5\cdot4}$ zu $\begin{cases}d^{6\cdot8}\\d^{6\cdot7}\end{cases}$	(Äquatorial.)
	44	$a^{5\cdot3}$ zu $\begin{cases}a^{6\cdot6}\\a^{6\cdot5}\end{cases}$	$b^{5\cdot3}$ zu $\begin{cases}b^{6\cdot6}\\b^{6\cdot5}\end{cases}$	$c^{5\cdot3}$ zu $\begin{cases}c^{6\cdot6}\\c^{6\cdot5}\end{cases}$	$d^{5\cdot3}$ zu $\begin{cases}d^{6\cdot6}\\d^{6\cdot5}\end{cases}$	
	24	$a^{5\cdot2}$ zu $\begin{cases}a^{6\cdot4}\\a^{6\cdot3}\end{cases}$	$b^{5\cdot2}$ zu $\begin{cases}b^{6\cdot4}\\b^{6\cdot3}\end{cases}$	$c^{5\cdot2}$ zu $\begin{cases}c^{6\cdot4}\\c^{6\cdot3}\end{cases}$	$d^{5\cdot2}$ zu $\begin{cases}d^{6\cdot4}\\d^{6\cdot3}\end{cases}$	Dexiotrop.
	20	$a^{5\cdot1}$ zu $\begin{cases}a^{6\cdot2}\\a^{6\cdot1}\end{cases}$	$b^{5\cdot1}$ zu $\begin{cases}b^{6\cdot2}\\b^{6\cdot1}\end{cases}$	$c^{5\cdot1}$ zu $\begin{cases}c^{6\cdot2}\\c^{6\cdot1}\end{cases}$	$d^{5\cdot1}$ zu $\begin{cases}d^{6\cdot2}\\d^{6\cdot1}\end{cases}$	
V. Generat.	16	$a^{4\cdot2}$ zu $\begin{cases}a^{5\cdot4}\\a^{5\cdot3}\end{cases}$	$b^{4\cdot2}$ zu $\begin{cases}b^{5\cdot4}\\b^{5\cdot3}\end{cases}$	$c^{4\cdot2}$ zu $\begin{cases}c^{5\cdot4}\\c^{5\cdot3}\end{cases}$	$d^{4\cdot2}$ zu $\begin{cases}d^{5\cdot4}\\d^{5\cdot3}\end{cases}$	Leiotrop.
	12	$a^{4\cdot1}$ zu $\begin{cases}a^{5\cdot2}\\a^{5\cdot1}\end{cases}$	$b^{4\cdot1}$ zu $\begin{cases}b^{5\cdot2}\\b^{5\cdot1}\end{cases}$	$c^{4\cdot1}$ zu $\begin{cases}c^{5\cdot2}\\c^{5\cdot1}\end{cases}$	$d^{4\cdot1}$ zu $\begin{cases}d^{5\cdot2}\\d^{5\cdot1}\end{cases}$	
IV. Generat.	8	a^3 zu $\begin{cases}a^{4\cdot2}\\a^{4\cdot1}\end{cases}$	b^3 zu $\begin{cases}b^{4\cdot2}\\b^{4\cdot1}\end{cases}$	c^3 zu $\begin{cases}c^{4\cdot2}\\c^{4\cdot1}\end{cases}$	d^3 zu $\begin{cases}d^{4\cdot2}\\d^{4\cdot1}\end{cases}$	Dexiotrop.
III. Generat.	4	$A(a^3)$	$B(b^3)$	$C(c^3)$	$D(d^3)$	Leiotrop.
II. Generat.	2	$\overset{\frown}{A\;B}$		$\overset{\frown}{C\;D}$		—
I. Generat.	1	Ovum				—

II. Schema der Furchung von Limax maximus (System nach Wilson u. Lillie).



2. Die inneren Vorgänge während der Furchung.

Wir haben bisher nur die äußeren Vorgänge der Furchung verfolgt, wie aus dem Ei durch fortgesetzte Zelltheilung allmählich ein vielzelliger Embryo hervorging, und haben dabei auffallende, in regelmäßigem Wechsel wiederkehrende Gestaltsveränderungen der einzelnen Zellen nur nebenbei beachtet, jetzt sollen diese etwas genauer auf ihre Ursache und Bedeutung hin untersucht werden. Wohl ist es möglich, schon eine ziemliche Zahl von Einzelheiten an optischen Schnitten zu erkennen, ich habe es aber vorgezogen, die immerhin sicherere Schnittmethode anzuwenden, und alle folgenden Beobachtungen beruhen desshalb hauptsächlich auf dem Studium einiger hundert Schnittserien, wobei jedoch stets die optischen Schnitte der Totalpräparate zum Vergleiche mit herangezogen wurden.

Beginnen wir wieder mit dem zweizelligen Stadium. In Fig. 2 auf Taf. XX ist auf einem Totalpräparate die vollkommene Trennung der beiden ersten Furchungskugeln zu sehen, in Fig. 3 auf Taf. XX haben sie sich dagegen wieder fest an einander gelegt, dasselbe zeigt Fig. 35 auf Taf. XXII. Die Kerne, die ursprünglich bei der Theilung aus einander rückten, beginnen sich wieder zu nähern, bis sie schließlich in dem Maße, wie die Zellen selbst mit einander verschmelzen, sich mit ihren Membranen nahezu berühren (siehe Taf. XX, Fig. 2 und 3; Taf. XXII, Fig. 35). Nachdem dies geschehen, beginnen die Flüssigkeitsräume zwischen beiden Zellen aufzutreten, die schließlich zur Bildung einer großen, centralen Höhlung und kleiner, davon abgeschlossener, linsenförmiger Hohlräume an der Peripherie führen.

Ihr Wachsthum, schließliche Verschmelzung und die Ausstoßung des Inhaltes ist von KOFOID genau am lebenden Ei beobachtet und beschrieben worden, so dass ich hierin auf diesen Autor verweisen und gleich auf einen von KOFOID weniger beachteten, ja sogar in Abrede gestellten Punkt eingehen kann, nämlich auf das Verhalten der Kerne bei diesen Vorgängen. Eben wurde schon erwähnt, dass sie sich bis nahezu zur Berührung einander näherten, nun werden sie durch den wachsenden Flüssigkeitsraum wieder aus einander gedrängt, aber ihre Lage unmittelbar an der abschließenden Membran desselben behalten sie bei (Taf. XXII, Fig. 36), ja schließlich ist von einer sie überziehenden Membran überhaupt nichts mehr zu sehen. Es mag immerhin sein, dass eine ganz feine Membran noch erhalten ist, so dass die Kerne nicht direkt frei mit dem Lumen des Flüssigkeitsraumes in Verbindung treten, jedenfalls aber ist doch die Beziehung zwischen Kern und Hohlraum eine außerordentlich enge. Nichts ist bei solchen Vorgängen natürlicher, als an eine Mitwirkung der Kerne bei der Entstehung dieser Räume zu denken, in der Struktur der Kerne selbst gehen während dieser Zeit auffallende Veränderungen vor sich, die ursprünglich mächtig ausgebildeten, stark tingirbaren Nucleolen zerfallen in sehr zahlreiche, kleine Mikrosomen, die zuweilen in ihrer Hauptmasse dem Hohlraume zugekehrt sind. Außerdem beobachtet man öfter, ebenfalls an der dem Flüssigkeitsraume zugekehrten Seite, dass letztere sich zwischen Zellplasma und Kern eine Strecke weit einschiebt (Taf. XXII, Fig. 36), ja solch ein heller Hof kann schon vor dem Erscheinen der eigentlichen centralen Höhlung auftreten. Man mag nun wohl dagegen einwenden, dass diese Höfe ihre Entstehung der Einwirkung von Reagentien verdanken mögen, ihr konstantes Auftreten an einer bestimmten Stelle beweist indessen zum mindesten so viel, dass an dieser Stelle, d. h. an der dem Hohlraum zugekehrten Seite des Kernes, das Plasma eine von dem übrigen Theile verschiedene Beschaffenheit angenommen hat, und dass dies möglicherweise auf eine Beeinflussung von Seiten des Kernes zurückzuführen ist. Den Hohlraum in seiner weitesten Ausdehnung stellt wohl Fig. 37 auf Taf. XXII dar, er reicht bis nahezu zur Peripherie. Bald darauf erfolgt dann die Ausstoßung der Flüssigkeit, beide Zellen kollabiren und berühren sich wieder eng mit ihren Wänden. Zeitlich ist der Akt der Ausstoßung ziemlich inkonstant, zuweilen sind neben dem maximal angeschwollenen Hohlraum bereits die Spindeln zum vierzelligen Stadium angelegt (Taf. XXII, Fig. 37), zuweilen findet man noch nach der Ausstoßung die ruhenden Kerne. Nicht immer mag dieselbe wohl eine vollständige sein, Theile derselben mögen sich bis in das Viererstadium hinein erhalten und dann erst entfernt werden.

Nach der Theilung beginnt alsbald die Ausbildung neuer, mächtiger Hohlräume, wir sehen ihre Entwicklung dargestellt auf Taf. XXII in den Fig. 38 und 39. Wieder treten neben einer centralen Höhlung die peripheren Hohlräume auf, deutlich geben beide Figuren wieder, wie sie in einander übergehen und mit einander verschmelzen, bis schließlich wieder eine einzige weite Höhlung von nahezu quadratischem Querschnitt, umschlossen von den Wänden der vier Zellen, vorhanden ist. Einem solchen Stadium entspricht etwa die Totalansicht Fig. 9 auf Taf. XX. Auch auf diesem Stadium ist eine engere Beziehung der Kerne mit den Flüssigkeitsräumen zu konstatiren, in Fig. 38 auf Taf. XXII liegen sie dicht an der inneren Zellwandung, und wenn sie auch nicht direkt durchbrechen, so wölben sie dieselbe doch etwas vor und senden sogar Fortsätze nach dieser Vorwölbung hin. Ferner gelangten auf diesem Stadium, ganz wie auf dem zweizelligen, wieder helle Höfe um die Kerne zur Beobachtung. Wie vollständig die Ausstoßung nach diesem Stadium sein kann, das zeigt Fig. 40 auf Taf. XXII, jede aber auch die geringste Spur eines Flüssigkeitsraumes ist geschwunden, fest liegen die Zellen an einander gepresst, während sie die neue Theilung vorbereiten.

Abermals treten unmittelbar nach der Theilung neue Hohlräume auf und führen auf diesem Stadium wohl zu den absonderlichsten Formen im Verlaufe der ganzen Furchung. Der Hohlraum besitzt in Fig. 41 auf Taf. XXII, welche einen genau vom animalen zum vegetativen Pole verlaufenden Schnitt darstellt, noch eine mäßige Ausdehnung, aber bald breitet er sich unter stetiger Abflachung der Zellen immer mehr aus, bis er schließlich in Fig. 42 eine ganz enorme Ausdehnung gewonnen hat. Die Zellen sind in Folge des starken, inneren Druckes außerordentlich abgeflacht, kaum dass die Kerne in der dünnen Wandung noch Raum haben. Fig. 13 auf Taf. XX stellt ein derartiges Stadium in der Totalansicht dar. Auf den Schnitten ist jetzt schon eine ziemliche Differenz zwischen animalem und vegetativem Pole zu bemerken, an letzterem verdünnt sich der Protoplasmabeleg nicht in so extremen Maße wie an ersterem, wo er thatsächlich nur noch aus einem feinen Häutchen besteht. Es ist klar, dass sich naturgemäß hier die Flüssigkeit entleeren wird, da sie hier den geringsten Widerstand zu überwinden hat, die Zellen werden an dieser Stelle aus einander weichen und eine klaffende Öffnung wird hier entstehen, die Centralhöhle muss also dann, wenn auch nur für kurze Zeit, mit der Außenwelt kommuniciren. Ein solches Stadium ist in Fig. 43 auf Taf. XXII fixirt, die Zellen haben nach dem Schwinden des von innen ausgeübten, starken Druckes wieder ihre natürliche abgerundete Gestalt angenommen. Die Öffnung nach außen ist deutlich erhalten, bald aber schließt sie sich wieder, wie Fig. 44 auf Taf. XXII zeigt, wo die aufgewulsteten Ränder der die Öffnung verschließenden Zellen deutlich zu erkennen sind. Nach vollständiger Ausstoßung der Flüssigkeit wird wieder eine massive Furchungskugel auftreten, Fig. 45 auf Taf. XXII stellt eine solche mit nur noch ganz geringen Resten des Hohlraumes dar.

Ganz die nämlichen Vorgänge, wie die eben geschilderten, wiederholen sich auch auf dem folgenden, dem 16-zelligen Stadium, auch hier ist zunächst eine mäßige Binnenhöhle vorhanden (Taf. XXII, Fig. 46), die sich allmählich vergrößert, während zugleich zwischen den Trennungsflächen der einzelnen Zellen die peripheren, intercellularen Räume auftreten, um schließlich mit dem Binnenraume zu verschmelzen. Die Differenz zwischen animalen und vegetativem Pole hat zugenommen, am vegetativen Pole liegt eine verhältnismäßig breite Zellschicht, am animalen Pole dagegen ist wieder eine starke Abflachung eingetreten (Taf. XXII, Fig. 47). Eine Totalansicht dieses Stadiums stellt Fig. 18 auf Taf. XXI dar. Stadien, welche direkt die einzelnen Vorgänge bei der Ausstoßung fixirten, habe ich hier nicht zu Gesicht bekommen, doch sind sie aller Wahrscheinlichkeit nach den obigen analog. Der Hohlraum wird schließlich wieder bis auf minimale Reste reducirt.

Von jetzt an scheinen sich diese Vorgänge nicht mehr mit so konstanter Regelmäßigkeit abzuspielen wie bisher, was ja auch schon früher beim Studium der Furchung selbst konstatirt wurde, Wachsen und Schwinden der Hohlräume ist nicht mehr so streng an einzelne Phasen der Furchung gebunden. Fig. 48 auf Taf. XXII stellt eine nahezu vollständig massive Furchungskugel von 24 Zellen dar, während Fig. 49, auf der am animalen Pole die Theilung der Vierergruppe 5.4 zum 28-zelligen Stadium vor sich geht, eine wohl ausgebildete Binnenhöhle besitzt. Auch Stadien, auf denen die Höhlung wieder mit der Außenwelt kommunicirte, kamen mir bei Keimen von diesem Alter zu Gesicht, ja konnten noch auf bedeutend älteren Stufen konstatirt werden, alle oben beschriebenen Erscheinungen wiederholen sich also regelmäßig wieder.

Jetzt will ich nur noch auf einige wenige Punkte, die bei den späteren Stadien schärfer hervortreten, eingehen. Zunächst betrifft es die Stelle der Vacuolisirung. Schon auf dem 8- und 16-zelligen Stadium bemerkten wir, wie die Binnenhöhle sich in ihrer weitesten Ausdehnung immer mehr nach dem animalen Pole hin zu verschieben begann, jetzt hat sich diese Lokalisirung noch viel schärfer ausgeprägt. Die beste Erläuterung hierzu giebt ein Schnitt, wie ihn Fig. 51 auf Taf. XXII zeigt. Während hier am vegetativen Pole die Zellen in einer ununterbrochenen Kontinuität neben einander liegen, bietet der animale Pol ein höchst sonderbares Aussehen. Die Zellen sind gleichsam zerschlissen, der Binnenraum sendet seine Ausbuchtungen zwischen sie hinein bis nahezu an die äußerste Peripherie des Keimes, dazu treten intercellulare Räume, die in dem Binnenraume schließlich aufgehen. Zuweilen geht diese Auflösung der Zellen am animalen Pole so weit, dass nur noch eine ganz dünne Membran die Flüssigkeit von der Außenwelt scheidet. Und doch vermögen sich diese Zellen wieder fest an einander zu schließen, Fig. 50 auf Taf. XXII zeigt ein etwa gleichalteriges Stadium, wo der Hohlraum von einer regelmäßigen, einschichtigen Zellwandung bekleidet wird. Der animale Pol wird natürlich von dem oberen Theile des Schnittes gebildet, die wenige Schnitte von dem gezeichneten entfernten Richtungskörper beweisen es[1].

Niemand wird anstehen, ein solches Stadium als echte Blastula zu bezeichnen, und doch hat sie keinen Bestand, von Neuem wird sie wieder den Process der Auflösung ihrer Zellen durchmachen. Dieser Vorgang ist überhaupt mit der Furchung keineswegs etwa abgeschlossen, sondern er erhält sich noch sehr lange, wir begegnen ihm zu einer Zeit, wo die Mesodermstreifen bereits gebildet sind

---

[1] In der Figur ist das Richtungskörperchen übertragen worden.

(Taf. XXIII, Fig. 57 und 59), wo die Gastrula sich bereits anlegt (Taf. XXIII, Fig. 60), ja wo diese schon ausgebildet ist, und die Organe sich zu differenziren beginnen (Taf. XXIII, Fig. 61 und 65. Auch das mittlere Keimblatt beibt von diesen Vorgängen nicht unverschont, wir sehen in Fig. 54 auf Taf. XXIII, wie auch die Urmesodermzelle mit ihrer Umgebung die Bildung kleiner Hohlräume eingeht, Ähnliches zeigen die Fig. 57 und 59 auf derselben Tafel, aber, wie ich nochmals hervorheben möchte, vorwiegend beschränken sich diese Vorgänge in späteren Stadien auf die Zellen der animalen Hälfte, d. h. also auf das Ektoderm.

Verhalten der Kerne zu den inneren Vorgängen während der Furchung.

Schon oben bei der Besprechung der inneren Vorgänge auf dem zwei- und vierzelligen Stadium wurden einige Beziehungen derselben zu den Kernen erwähnt, jetzt wollen wir diesen unsere specielle Aufmerksamkeit zuwenden. Zu diesem Zwecke müssen vor Allem wieder die Totalpräparate der Furchung herangezogen werden, da die Vorgänge, um die es sich hier handelt, leichter an diesen als an Schnitten zu übersehen sind.

Die Vorgänge auf dem zweizelligen Stadium sind oben schon zur Genüge geschildert, wie die Kerne, nach der Theilung aus einander wandernd, sich wieder nähern, um schließlich durch die auftretenden Hohlräume wieder getrennt zu werden. Betrachten wir daraufhin jetzt das vierzellige Stadium. Sofort fällt uns auf, dass die Kerne nicht etwa an einer beliebigen Stelle des Plasmas ihrer Zellen liegen, sondern dass sie eine ganz bestimmte Lage einnehmen, der Art, dass je zwei einander genähert liegen und nur durch die Scheidewand beider Zellen von einander getrennt sind. Am deutlichsten sind diese Gruppen auf Taf. XX, Fig. 5, ferner Fig. 8 und 9 zu erkennen. Es erhebt sich nun die Frage, sind die einander entgegen wandernden Kerne die Theilprodukte einer einzigen Spindel, oder besteht jede dieser Gruppen aus Theilprodukten beider Spindeln, d. h. also, wenn *AB* und *CD* das zweizellige Stadium darstellen, nähern sich die Kerne von *A* und *B*, ferner die von *C* und *D*, oder aber diejenigen von *A* und *D*, resp. *B* und *C*. Das vierzellige Stadium lässt dies nur schwer entscheiden, da die gleiche Größe aller vier Furchungskugeln jede Orientirung ziemlich willkürlich macht. Aber wenn man zum Vergleiche das zweizellige Stadium heranzieht und fernerhin die späteren Stadien, wo, wie wir alsbald sehen werden, stets die Theilprodukte einer einzigen Spindel sich wieder nähern, so leuchtet ein, dass auch hier der Vorgang der nämliche sein wird, d. h. also der Kern von *A* nähert sich *B*, und der von *C* dem der Zelle *D*. Sie behalten diese Lage selbst noch bei der weitesten Ausdehnung der inneren Höhlung bei, wie Fig. 9 auf Taf. XX zeigt, und erst wenn sie sich wieder zur Theilung anschicken, nehmen sie die Mitte der Zellen ein.

Es erfolgt die Theilung, und sofort nach derselben ordnen sich die Kerne abermals zu Paaren an, ganz entsprechend den vier Spindeln, man kann aus ihrer Lage direkt die ursprüngliche Drehung der Spindel ablesen (Taf. XX, Fig. 12). Noch markanter tritt ihre Anordnung in Fig. 13 auf Taf. XX auf, die Kerne sind hier wieder bis zur Berührung an einander gerückt, diejenigen von $d^{4\cdot1}$ und $d^{4\cdot2}$ sind deutlich nur durch die Zellwandung getrennt.

Derselbe Vorgang wiederholt sich auf dem 16-zelligen Stadium, wir sehen dies einmal auf der Taf. XXI in der Fig. 18, noch deutlicher aber in Fig. 19 vom animalen und in Fig. 20 vom vegetativen Pole. Stets sind die Theilprodukte einer Spindel an die durch Theilung neu entstandene Zellgrenze gerückt, so dass also jetzt acht Kernpaare, entsprechend den acht Spindeln, vorhanden sind. Wie weit die Annäherung auch hier noch gehen kann, ersieht man aus Fig. 22 auf Taf. XXI, wo wieder die Kerne der Zellen $c^{5\cdot3}$ und $c^{5\cdot4}$ dicht an den trennenden Zellwänden liegen.

Beim 24-zelligen Stadium treten dieselben Erscheinungen auf, wieder ordnen sich die Kerne paarweise an, ganz entsprechend der Drehung der ursprünglichen Spindel. In dem Maße als die Zellen nun kleiner werden und sich enger an einander drängen, fallen diese Vorgänge weniger auf. Es gilt dies schon von dem 36- und 40-zelligen Stadium, aber zu erkennen ist die gegenseitige Beziehung immer noch, stets kann man noch die dexiotropische oder leiotropische Richtung der Spindel an ihnen konstatiren. Mit noch älteren Stadien, wo Zelle dicht an Zelle liegt, und die Kerne dieselben zum großen Theile ausfüllen, erlischt natürlich jedes äußere Zeichen dieser Vorgänge.

Zu einer Deutung all dieser Erscheinungen kann man vielleicht dann gelangen, wenn man die eben beschriebenen Vorgänge mit den schon gelegentlich der Schilderung der Hohlräume erwähnten kombinirt. Wir sahen nämlich, wie auf dem zweizelligen Stadium die Kerne enge Beziehungen zu den Flüssigkeitsräumen eingingen, dasselbe gelangte auf dem vierzelligen Stadium zur Beobachtung, und jetzt möchte ich noch auf Fig. 42 auf Taf. XXII hinweisen, wo auf dem achtzelligen Stadium zwei Kerne nahe an einander an der trennenden Zellwand liegen, und weiterhin auf ein 16-zelliges Stadium (Taf. XXII, Fig. 47), auf dem einige Kerne dicht an der Zellmembran liegen (die entsprechenden Kerne sind auf diesem Schnitte nicht getroffen), und bei dem zwischen diesen trennenden Zellwänden intercellulare Räume aufgetreten sind.

Aus alle Dem kann man sich etwa folgendes Bild von dem äußeren Verlaufe der Abscheidung machen. Zwischen den Zellwänden zweier durch Theilung neu entstandener Zellen treten kleine Flüssigkeitsräume auf, abgeschieden vom Plasma unter Mitwirkung der Kerne. Diese zunächst rein intercellularen Räume schwellen an und ergießen schließlich ihren Inhalt in eine gemeinsame Binnenhöhlung. In ihrer höchsten Ausdehnung flacht diese durch den Druck, den sie ausübt, die äußere Zellwandung stark ab, bis diese an einer Stelle, auf späteren Stadien, wie wir sahen, stets am animalen Pole, nachgiebt und den Inhalt austreten lässt. Hierauf nehmen die Zellen wieder ihre natürliche Lage und Gestalt an, die Furchungskugeln bilden, wenigstens auf den jüngeren Stadien, wieder eine geschlossene, solide Kugel, bis dann nach neu erfolgter Theilung dieselben Vorgänge sich von Neuem abspielen. Auf späteren Stadien werden diese Erscheinungen nicht mehr mit dieser Regelmäßigkeit auftreten können, entsprechend der Unregelmäßigkeit der Zelltheilungen, Abscheidung und Ausstoßung werden dann zu gleicher Zeit und in unregelmäßiger Folge sich vollziehen.

Auf einen Punkt nur möchte ich jetzt zum Schlusse noch etwas genauer eingehen, nämlich auf die mehrfach erwähnten Intercellularräume. Wie der Name sagt, haben sie ihre Lage zwischen den Zellwandungen, und ferner müssen sie nach den obigen Ausführungen stets in der Nähe der Kerne ihre Entstehung nehmen. Nun findet man sie aber, namentlich auf den jüngsten Stadien, gerade häufiger an der Peripherie liegen, während im Inneren schon ein weiter Hohlraum vorhanden ist, wie ist dies mit der aufgestellten Forderung in Einklang zu bringen? Auch auf diesen Stadien erfolgt die erste Anlage in Gestalt kleiner, linsenförmiger, centraler Hohlräume, die allmählich anschwellen. Denken wir uns nun von der Stelle, wo die Kerne liegen, stets neue Flüssigkeit hinzutreten, so wird diese, um Platz zu gewinnen, sich zwischen die beiden Zellwände einschieben müssen. Der Zusammenhalt der letzteren wird an der einen Stelle stärker, an der anderen schwächer sein, an der Stelle des geringsten Widerstandes wird die Flüssigkeit zuerst eindringen und sich hier in Gestalt eines linsenförmigen hellen Raumes ausdehnen, bis sie schließlich durch neue Flüssigkeitsaufnahme hinlänglich starken Druck gewinnt, um unter Zerreißen der festeren Stelle sich wieder mit der Binnenhöhle zu vereinigen.

Physiologische Bedeutung der Hohlräume.

Nachdem wir so möglichst genau die Morphologie dieser Erscheinungen nach allen Richtungen hin untersucht haben, erübrigt jetzt noch, ihre physiologische Bedeutung zu erörtern. Zunächst erhebt sich die Frage nach der Zusammensetzung und den Eigenschaften der den Hohlraum erfüllenden Flüssigkeit. Ich versuchte an derselben eine große Zahl von Anilinfarbstoffen, dessgleichen Karmin- und Hämatoxylinlösungen, schon um etwa durch Doppelfärbung Einiges über ihr Verhalten zu Kern und Protoplasma zu erfahren, keine derselben hatte auch nur die geringste Wirkung auf dieselbe. Sie muss also wohl eine äußerst verdünnte Lösung irgend welcher Salze und anderer Stoffe darstellen. Dass diese Flüssigkeit aus Exkretprodukten der Furchungszellen besteht, das unterliegt nach allem bisher Geschilderten wohl kaum einem Zweifel. Es würde dies also auf einen äußerst lebhaften Stoffwechsel hinweisen, und dass in der That ein solcher besteht, dafür sprechen noch andere Erscheinungen.

Von vorn herein ist das Ei in Folge seiner Größe sehr reich an Dotter, nachdem aber dieser verbraucht ist, beginnt eine reichliche Eiweißaufnahme. Schon im 16-zelligen Stadium finden sich vereinzelte Eiweißtropfen, natürlich von dem umgebenden Eiweiß aufgenommen (Taf. XXII, Fig. 46). Diese Aufnahme nimmt sehr schnell an Umfang zu, schon auf dem 30- bis 40-zelligen Stadium sind alle Zellen, vor Allem an der Peripherie, dicht von ihnen erfüllt (vgl. die Figuren auf Taf. XXII und XXIII von Fig. 46 an). Durch ihre starke Tingirbarkeit treten sie außerordentlich scharf hervor. Animaler wie vegetativer Pol betheiligen sich in gleicher Weise an der Aufnahme, erst wenn der Beginn der Gastrulation sich bemerkbar macht, übernimmt das Entoderm in ausgedehnterem Maße diese Funktion, im Ektoderm werden die Eiweißtropfen spärlicher, ganz schwinden sie aber lange noch nicht. Dagegen hat sich eine andere Differenzirung beider Blätter schon auf frühen Stadien schärfer ausgebildet. Oben wurde bereits erwähnt, dass das Auftreten der Hohlräume sich allmählich auf die animale, d. h. ektodermale Hälfte des Keimes beschränke, im weiteren Verlaufe tritt dies immer mehr hervor. Wir haben also hier bereits eine Funktionstheilung beider Blätter vor uns, das Ektoderm übernimmt die Exkretion, das Entoderm die eigentliche Aufnahme und Verdauung der Nahrung. Verbrauch des ursprünglichen Dotters, Eiweißaufnahme und Auftreten der Exkrethöhlen bilden eine vollkommene Parallele zu einander, beide stehen in wechselseitiger Beziehung zu einander, die Hauptbedeutung all dieser Vorgänge ist also in vegetativen Processen innerhalb des Keimes zu suchen.

Vielleicht darf aber auch ein zweiter Punkt nicht ganz außer Acht gelassen werden, und dieser betrifft wiederum die Kerne. Überall sahen wir enge Beziehungen zwischen ihnen und den Hohlräumen, wir konnten eine bestimmte Strukturveränderung in ihnen während dieser Vorgänge feststellen. Der Kern muss nach jeder Theilung sich neu rekonstruiren, er muss bestimmte Stoffe dazu aus dem Plasma aufnehmen und aller Wahrscheinlichkeit nach auch verarbeiten, sollte er nicht selbständig auch Verbrauchsstoffe abgeben, um erst dann einer neuen Theilung fähig zu sein? Ausgeschlossen ist dies jedenfalls nicht, die Regelmäßigkeit der oben beschriebenen Erscheinungen spricht sogar stark dafür, wie diese Vorgänge sich aber im Einzelnen abspielen, in welcher Weise der Kern thätig in den Process der Abscheidung eingreift, darüber fehlt zur Zeit noch jeder Anhalt. Da die Färbetechnik uns hierbei so sehr im Stiche lässt, so muss man wohl zu mikrochemischen Reaktionen seine Zuflucht nehmen, um mit ihrer Hilfe die angedeuteten Probleme ihrer Lösung entgegenzuführen, vor Allem vielleicht die chemische Zusammensetzung dieser Exkretflüssigkeit zu ermitteln suchen.

Litteratur.

Die ersten Beobachtungen über das Auftreten der hier geschilderten Hohlräume machte Warneck im Jahre 1850 an Limax und Limnaeus, und zwar sind diese ziemlich ausführlicher Natur und für ihre Zeit außerordentlich genau. Zunächst beschreibt er ihr Erscheinen auf dem zweizelligen Stadium und ihr Verschwinden beim Auftreten der zweiten Furchungsebene. Sehr genau beobachtete er ferner die Hohlräume auf dem vierzelligen Stadium, von dem ersten Auftreten kleiner Hohlräume bis zur Ausbildung großer, quadratischer Binnenräume. Noch auf dem zwölfzelligen Stadium konnte er ein direktes Ausstoßen in Gestalt einer hellen Blase bemerken. Seine Resultate fasste er kurz dahin zusammen, dass jedes Theilungsstadium zwei Phasen unterscheiden lasse, nämlich: 1) die eigentliche Theilung, wobei der Keim eine Maulbeerform annimmt, und 2) Abflachung der Zellen und Auftreten der Hohlräume, Alles Beobachtungen, die vollständig mit den obigen Schilderungen sich decken. Auch er sieht schon in diesen Vorgängen Ernährungs- und Exkretionserscheinungen.

Als Zweiter scheint LEREBOULLET im Jahre 1862 hierher gehörige Beobachtungen gemacht zu haben, und zwar an Limnaeus. Es ist jedoch außerordentlich schwierig, eine sichere Deutung seiner »vésicules« vorzunehmen, da er wahrscheinlich die bläschenförmigen Kerne und die linsenförmigen Hohlräume nicht streng aus einander halten konnte.

RABL schildert bei Planorbis, wie an der Grenze der beiden Furchungskugeln nach der Verschmelzung eine körnchenlose Partie auftritt, es ist dies zweifellos die Exkrethöhle, wie auch aus seiner Figur hervorgeht. Eine Furchungshöhle beschreibt er auf dem 12- und 24-zelligen Stadium, giebt aber über ein etwaiges Verschwinden und Wiederauftauchen nichts weiter an.

Weiterhin beobachtete FOL an Pulmonaten auf frühen und späten Stadien das Auftreten linsenförmiger Hohlräume, dessgleichen ihr Schwinden zu bestimmten Zeiten. Die Abflachung der Ektodermzellen auf späteren Stadien schreibt er ihrer Wirkung zu.

Ganz neuerdings wurden diese Erscheinungen ziemlich ausführlich an den Stylommatophoren selbst untersucht, und zwar zunächst von FERD. SCHMIDT an Succinea und Limax agrestis. So weit seine Beobachtungen reichen, stimmen sie mit den meinigen ziemlich überein, auch er konnte einen regelmäßigen Wechsel und auf späteren Stadien eine Lokalisirung auf die animale Hälfte feststellen.

Ferner hat KOFOID in seiner Entwicklung von Limax agrestis diesen Vorgängen genaue Aufmerksamkeit geschenkt. Er beobachtete, wie schon erwähnt, am lebenden Ei das Auftreten der Hohlräume und ihr Ausstoßen, welches Anfangs sowohl am animalen wie am vegetativen Pole erfolgt. Weiterhin bemerkte er das Auftreten kleiner, intercellularer Hohlräume, von denen er ebenfalls annimmt, dass sie wenigstens zum Theil zu der Bildung der Binnenhöhle beitragen, zum Theil freilich auch sich selbständig nach außen entleeren, was mir nach meinen Beobachtungen weniger wahrscheinlich erscheint. Eine Art Differenzirung beider Keimblätter in Bezug auf das Auftreten der Hohlräume muss ich ihm gegenüber aufrecht erhalten, da sie bei genauer Orientirung der Schnittserien am vegetativen Pole nur äußerst selten und dann nur in sehr schwacher Ausbildung auftraten. Seine Bezeichnung »Exkrethöhle« halte ich gegenüber dem Ausdruck »Furchungshöhle« mit Bezug auf die größere physiologische Bedeutung dieser Hohlräume für wohl angebracht. Dagegen muss ich ihm entgegen ein Zurückführen dieser Erscheinungen auf Ernährungsvorgänge mehr in den Vordergrund stellen, zumal da ich schon eine sehr frühzeitige Verwendung des Eiweißes als Nährmaterial feststellen konnte, während er in letzterem hauptsächlich einen Schutz des jüngsten Embryos sieht. Er sucht die Ausbildung der Exkrethöhlen vielmehr daraus zu erklären, dass Eihüllen und Eiweiß eine Verlangsamung der Processe der Exkretion herbeiführen, und bemüht sich, dies durch Experimente zu erhärten. Mir selbst fehlt zur Zeit hierüber noch jede Beobachtung.

Schließlich liegen noch genaue Beobachtungen über diese Hohlräume bei einer entfernteren Gruppe, nämlich den Lamellibranchiaten, vor. STAUFFACHER beschreibt das Auftreten von Hohlräumen körnchenlosen, flüssigen Inhaltes von Cyclas cornea, und zwar unmittelbar nach den Theilungen der ersten Furchungszellen. Doch geht bei ihm der helle Raum zum Theil kontinuirlich in das Plasma über, eine abschließende Membran stellt er dabei durchaus in Abrede, eine Erklärung, der gegenüber ich mich den Ausführungen KOFOID's, welcher ein solches Verhalten als sehr unwahrscheinlich hinstellt, durchaus anschließe. Auch dass der Inhalt des Hohlraumes von der Makromere wieder aufgenommen werde, halte ich für sehr fraglich. Die Zellen der verschiedenen, von ihm auf diesen Stadien abgebildeten Furchungskugeln stehen deutlich unter einem hohen inneren Drucke, wie man aus ihrer Vorwölbung nach außen ersehen kann, er selbst spricht bei einer Verkleinerung des Hohlraumes von einem herabgesetzten Drucke (bei Fig. 16 *a*), es herrschen ganz dieselben äußeren Verhältnisse wie bei Limax maximus, und ich möchte desshalb, wofern beide Formen überhaupt in Einklang zu bringen sind, eine Ausstoßung der Flüssigkeit auch hier für wahrscheinlicher halten. Von Interesse ist noch, dass auch er öfter eine Vorwölbung des Kernes gegen den Hohlraum konstatirte, aber nie konnte ich, wie er, jede Spur einer trennenden Membran mit Sicherheit in Abrede stellen.

Des Weiteren finden sich über ein Eingreifen der Kerne in diese Vorgänge nur sehr wenige und vereinzelte Angaben. WARNECK beobachtete bei Limnaeus und Limax, dass die Kerne des vierzelligen Stadiums sich einander näherten, und zwar lagen je zwei aus einer Theilung entstandene Kerne bei einander. Eine zweite Notiz findet sich neuerdings bei FERD. SCHMIDT über Succinea. Auch er glaubte, den Kernen eine Einwirkung auf diese Processe zuschreiben zu müssen, verfolgte dies jedoch nicht weiter. Sein Vergleich dieser Vorgänge der Verschmelzung mit der Konjugation der Infusorien erscheint mir sehr gewagt, zumal von einem »Austausche gewisser Bestandtheile der Furchungselemente« doch wohl nicht die Rede sein kann.

Analoge Fälle, welche auf eine direkte Betheiligung des Kernes an der nutritiven oder secernirenden Thätigkeit der Zelle hinweisen, finden sich sehr spärlich. KORSCHELT zeigte, dass in den Eifächern von Insekten der Kern regen Antheil an der Ernährung des Eies nimmt, indem er an das Nährfach herantritt und pseudopodienartige Fortsätze nach demselben aussendet. Ähnlich verhielten sich nach demselben Autor bei den Eiern von Wasserwanzen die Kerne beim Ausscheiden von Chitinfortsätzen des Chorions. Auch die Eier von Sagartia parasitica zeigen eine auffallende Lagebeziehung des Kernes zu dem Ort der Stoffaufnahme (O. und R. HERTWIG).

II. Bildung der Keimblätter.

1. Mesodermbildung.

Schon gelegentlich der Beschreibung der Furchung wurde das erste Entstehen des Mesoderms geschildert, wir sahen, wie sich in der siebenten Generation durch Theilung der Zelle $d^{6\cdot 1}$, d. h. also der hinteren ursprünglichen Makromere, die Urmesodermzelle ausbildete und ins Innere der Furchungskugel verlagerte (Taf. XXI, Fig. 28—30). Wir wollen uns jetzt mit den weiteren Schicksalen dieser einen Zelle beschäftigen und die Bildung der Mesodermstreifen aus ihr verfolgen. Zunächst zeigen die Schnitte in Fig. 52—54 auf

Taf. XXII und XXIII nochmals den ganzen Process der Verlagerung ins Innere. In Fig. 52 steht die Urmesodermzelle noch in Verbindung mit der Außenwelt durch einen Stiel, der deutlich dunkler als das Plasma seiner Umgebung gefärbt ist. In Fig. 53 ist dieser Stiel bereits von der Peripherie abgedrängt und in Fig. 54 schließlich liegt die Urmesodermzelle, rings von den äußeren Zellen umschlossen, in der Furchungshöhle.

Nach einer ziemlich langen Ruhepause tritt in ihr eine Spindel auf, die zur Bildung von zwei Mesodermzellen führt, welche beide nun symmetrisch angeordnet in der Furchungshöhle liegen (Taf. XXIII, Fig. 55). Bald treten in diesen wieder neue Spindeln auf, welche so vier Mesodermzellen liefern. Fig. 56 auf Taf. XXIII, welche einen Frontalschnitt darstellt, zeigt in der einen Zelle eine Spindel, der Kern der zweiten Zelle ist noch in Ruhe, die Richtung, in der sie die neuen Mesodermzellen abstoßen, ist nach vorn in die Furchungshöhle gerichtet, da sie selbst der hinteren Wand anliegen. Die vorderen, neu gebildeten Zellen sind etwas kleiner als die hinteren. Durch weitere Theilung dieser vier Zellen kommen schließlich die beiden Mesodermstreifen an den Seiten der Furchungskugel zu Stande. Einen Mesodermstreifen von geringerer Zellenzahl besitzt Fig. 57 auf Taf. XXIII, in stärkerer Ausdehnung zeigt ihn Fig. 58. Sein weiteres Verhalten wird besser im Zusammenhange mit der Gastrulation besprochen werden.

Litteratur.

Die Entstehung des Mesoderms aus einer oder mehreren Urmesodermzellen und deren Umwandlung zu Mesodermstreifen ist bis jetzt bereits für eine große Zahl von Mollusken festgestellt worden. Stets nimmt die Urmesodermzelle, wofern man ihre Herkunft überhaupt bis ganz zurück verfolgen konnte, ihren Ursprung von der linken hinteren, resp. hinteren Makromere. So beobachtete dies zunächst Kofoid an Limax agrestis, während Ferd. Schmidt für Succinea zwei Urmesodermzellen angiebt. Er konnte jedoch ihre Herkunft nicht sicher feststellen, und ist selbst schwankend, ob sie nicht doch vielleicht aus der Theilung einer einzigen Urmesodermzelle hervorgingen. Das Auftreten einer Urmesodermzelle, die aus der hinteren Makromere ihren Ursprung nahm, beobachtete weiterhin Fujita bei Siphonaria lepida auf dem 27-zelligen Stadium. Bei Planorbis tritt nach Rabl die Urmesodermzelle schon nach dem 24-zelligen Stadium auf, ebenfalls von der hinteren Makromere stammend, und wie bei Siphonaria zur Bildung der Mesodermstreifen führend. Bei Physa heterostropha, einem links gewundenen Pulmonaten, nimmt nach Crampton die Urmesodermzelle, entsprechend der umgekehrten Folge der ganzen Spindeldrehung dieser Form, von der rechten, hinteren Makromere ihren Ursprung.

Auch bei Prosobranchiern scheint diese Entstehungsweise ganz allgemein zu sein, so beobachtete v. ERLANGER ihre Abschnürung von der hinteren Makromere und ihre Umbildung zu Mesodermstreifen an Bithynia, welchen Angaben allerdings die P. SARASIN's, dass bei dieser Form ein vom Ektoderm scharf geschiedenes Mesoderm nicht vorhanden sei, gegenüber stehen. Ferner konstatirte CONKLIN bei Crepidula auf dem 24-zelligen Stadium das Auftreten der Urmesodermzelle aus der linken, hinteren Makromere, weiterhin BLOCHMANN für Neritina aus der hinteren Makromere, dessgl. CRAMPTON für Ilyanassa.

Bei Opisthobranchiern schnürt ebenfalls nach den Untersuchungen von HEYMONS an Umbrella die linke hintere Makromere die Urmesodermzelle ab, und zwar bereits nach dem 24-zelligen Stadium. Sie bildet dann später die Mesodermstreifen.

Auch bei den Lamellibranchiaten scheint dieser Typus verbreitet zu sein, wenigstens giebt HATSCHEK für Teredo den Ursprung der Urmesodermzelle aus einer hinteren Makromere an, und eben so neuerdings LILLIE für Unioniden. Bei letzteren findet sich allerdings noch eine zweite, ektodermale Ursprungsstelle, hervorgehend aus der Zelle $a^{2\cdot2}$, welche das von ihm »larvales Mesoderm« genannte Mesenchym und den Adductormuskel liefert.

Dieser Typus der Mesodermbildung ist sogar noch weiter verbreitet, WHITMAN beobachtete die Entstehung des Mesoderms aus der hinteren Makromere an Clepsine, WILSON aus der linken, hinteren Makromere an Nereis.

Daneben finden sich in der Litteratur aber auch Angaben, die von den oben angeführten mehr oder weniger abweichen, ja sogar in direkten Gegensatz zu ihnen treten. Am nächsten kommen noch Beobachtungen, wie sie z. B. METCALF bei Chiton machte, wo am hinteren Rande des Blastoporus die beiden äußerst vergrößerten Entodermzellen je eine Hälfte als Urmesodermzellen in die Furchungshöhle abgeben, oder wie PATTEN an Patella, wo ebenfalls zwei bilateral-symmetrische Entomesodermzellen mit ihren beiden inneren Hälften die Urmesodermzellen liefern. Bei Clione, einem Pteropoden, theilt sich nach KNIPOWITSCH eine der vier Makromeren in zwei Theile, und diese wandern nun gemeinsam ins Innere zur Bildung der Mesodermstreifen. Bei Cyclas cornea finden sich nach STAUFFACHER ebenfalls zwei Urmesodermzellen, die sich von den beiden Theilprodukten der einen großen Makromere ins Innere abschnüren.

Weit schwieriger mit allem Bisherigen zu vereinigen sind die Beobachtungen v. ERLANGER's an Paludina, bei welcher er den Ursprung des Mesoderms auf Cölomsäcke zurückführt, ein in der Klasse der Mollusken ganz vereinzelt dastehender Fall, den er aber neuerdings auch für Capulus hungaricus beschreibt. Für Paludina hat er später in einem Nachtrage noch zwei kleine Urmesodermzellen angegeben, deren Darstellung jedoch ihre Deutung als solche zweifelhaft erscheinen lässt. Mit seinen Angaben in direktem Widerspruche stehen die neuesten Untersuchungen von TÖNNIGES, der bei dieser Form eine ektodermale Entstehung des Mesoderms längs der Verschlussstelle des Blastoporus konstatirte.

Angaben über direkt ektodermalen Ursprung des Mesoderms finden sich nur selten. Abgesehen von der eben erwähnten Paludina (TÖNNIGES) und von Bithynia (SARASIN) wird dies für Aplysia von MANFREDI behauptet, und zwar sollen sie hier aus den vier Mikromeren sich ableiten, ferner von FOL für die Heteropoden und von SALENSKY für Vermetus. ZIEGLER hält bei Cyclas eine theilweise ektodermale Entstehung nicht für ausgeschlossen, auch STAUFFACHER konnte über diesen Punkt nicht ins Klare kommen.

2. Gastrulation.

Die ersten Andeutungen der Gastrulation machen sich in einer sehr starken Abflachung des bisher kugelrunden Keimes bemerkbar, er bildet jetzt eine ganz flache Scheibe, wie sie Fig. 58 auf Taf. XXIII in einem frontalen Schnitte darstellt. An der Unterseite tritt alsbald eine seichte Vertiefung auf (Taf. XXIII, Fig. 59), doch ist diese nicht ganz gleichmäßig, nach vorn zu ist sie tiefer, nach hinten läuft sie flach aus. Auf etwas älteren Stadien ist dieses Verhalten mit noch größerer Schärfe ausgeprägt (Fig. 60 und 61) Gleichzeitig mit dieser seichten Vertiefung, ja zum Theil sogar vor ihr, treten am vegetativen Pole aber auch noch andere Veränderungen auf, Zellen des späteren Entoderms drängen sich hier ins Innere und schieben sich in mehreren Schichten über einander (Taf. XXIII, Fig. 59). Sie sind außerordentlich stark mit Eiweißtropfen überfüllt und meist etwas dunkler gefärbt, so dass gerade diese Stelle auf den Schnitten sofort in die Augen fällt (vgl. Fig. 58). Dieser Zellenpfropf wird von den beiden Armen der Mesodermstreifen gleichmäßig beiderseits umfasst. An der hinteren Seite stehen letztere gemäß ihrer Herkunft mit einander in Verbindung, aber auch nach vorn zu wachsen sie bis nahezu zur Berührung gegen einander, während sie ursprünglich hier getrennt waren. Fig. 58 auf Taf. XXIII zeigt alle diese Verhältnisse recht klar. Man sieht in der Mitte den dicht mit Eiweißtropfen erfüllten, dunkler gefärbten, entodermalen Zellenpfropf, der gerade mit seinen oberen Enden getroffen wurde, zu beiden Seiten die Mesodermstreifen, die an einer Stelle, eben der hinteren, breit mit einander zusammenhängen und sich durch den Mangel an jeglichen Eiweißtropfen auszeichnen, und schließlich außen das einschichtige Ektoderm, welches das Ganze kontinuirlich umschließt.

Diese sich in die Furchungshöhle eindrängenden Entodermzellen können auf schlecht orientirten Schnitten sehr leicht den Anschein erwecken, als drängten sich Ektodermzellen zur Bildung von Mesodermzellen ins Innere, aber stets stellten sich bei genauer Prüfung die oben geschilderten Verhältnisse heraus. Auch wird jede derartige Beobachtung durch die wechselnden Gestaltsverhältnisse der ektodermalen Zellen außerordentlich erschwert und unsicher. Niemals konnte ich auf meinen Gastrulastadien mit Sicherheit einen Zuwachs an Mesodermzellen von Seiten des Ektoderms konstatiren, die beiden Mesodermstreifen bilden allein das gesammte

Mesoderm, ein Ergebnis, zu dem auch Kofoid bei Limax agrestis gekommen ist.

Auf Erscheinungen bei viel älteren Stadien, die vielleicht auf diese Frage Bezug haben, kann ich hier noch nicht des Näheren eingehen.

Wir wollen jetzt wieder zur eigentlichen Gastrulation zurückkehren. Mit der Zunahme der Vertiefung am vegetativen Pole (Taf. XXIII, Fig. 60) gleicht sich der Entodermpfropf wieder aus, das entodermale Epithel wird wieder einfach, bis schließlich etwa das Stadium der Fig. 61 erreicht ist. Die Ektodermzellen an der animalen Hälfte zeigen in Folge des Auftretens intercellularer Exkrethöhlen wechselnde Gestaltung, die Entodermzellen bilden ein geschlossenes, einfaches Epithel, Mesodermzellen sind nur in geringer Zahl auf dem Schnitte getroffen. An dem Urdarme, dessen Blastoporus jetzt einen langen Schlitz darstellt, sind zwei Theile scharf zu unterscheiden, ein vorderer tief gegen die Furchungshöhle vordringender Raum und ein hinterer, der unter ganz allmählicher Verflachung in die Außenseite übergeht. Der vordere Raum stülpt sich in seiner Maximalausdehnung außerordentlich tief ein, er gelangt bis zur Berührung mit der gegenüber liegenden Ektodermwand, wie ein Querschnitt durch die vordere Region der Gastrula auf Fig. 62 zeigt.

Zu meiner Orientirung möchte ich hier kurz einschieben, dass ich die Stelle der Gastrulationseinstülpung als ventral, die gegenüberliegende als dorsal, die Stelle der ursprünglichen Vereinigung beider Mesodermstreifen als hinten, die entgegengesetzte als vorn bezeichne. Einen Schnitt, der in der Medianebene von vorn nach hinten geführt ist, werde ich also als Sagittalschnitt bezeichnen (vgl. Fig. 61), einen Schnitt, der senkrecht dazu die Dorsal- und Ventralseite trifft, als Querschnitt (vgl. Fig. 62), und schließlich einen Schnitt, der senkrecht zu diesen beiden der Ventralseite parallel verläuft, als Frontalschnitt (vgl. Fig. 58).

Verfolgen wir jetzt wieder die weiteren Schicksale der Gastrula. Das Mesoderm hat einige Veränderungen erfahren, in so fern als die beiden seitlichen Arme der Mesodermstreifen sich verdicken und so zwei seitliche Wülste auszubilden beginnen (Taf. XXIII, Fig. 64). Beide Wülste liegen etwas näher der Vorderseite, sie bewirken, dass äußerlich das Ektoderm vorgebuchtet erscheint, Kofoid bezeichnet diese Ausbuchtung bei Limax agrestis, wo sie ganz in derselben Weise auftritt, als Velarhöcker. Der Blastoporus stellte auf den zuletzt beschriebenen Stadien noch immer einen weiten Schlitz dar, jetzt beginnt er sich zu verengen, und zwar in der Weise, dass der hintere Theil der Gastrula sich näher an den vorderen heranschiebt. Die ganze Gestalt der Gastrula verlängert sich in Folge dessen in dorsoventraler Richtung. Der hintere, flache Theil der Gastralhöhle wird hierdurch vollständig verdrängt, nur der vordere, tiefe Raum bleibt erhalten. Ein solches Stadium stellt Fig. 63 dar. Man sieht, wie der Blastoporus etwas verengt ist, der hintere, flache Raum ist geschwunden, die jetzige Gastralhöhle entspricht nur noch dem vorderen Theile der ursprünglich vorhandenen. Hinten erkennt man eine etwas stärkere Anhäufung von Mesoderm, an dieser Stelle wird später der Fuß sich vorwölben. Der Schnitt stellt einen etwas schrägen Sagittalschnitt dar, wesshalb vorn der eine Mesodermstreifen ebenfalls getroffen ist. Von einer Schalendrüse lässt sich mit Sicherheit auf diesem Stadium noch nichts erkennen.

Mit den Entodermzellen ist auf diesen Stadien eine wichtige Umwandlung vor sich gegangen, sie beginnen jetzt ihr typisches Aussehen anzunehmen, indem sie das Eiweiß, welches die ganze Gastralhöhle erfüllt, nicht allein in Form kleiner Tropfen aufnehmen, sondern auch direkt verarbeiten und in Gestalt mächtiger Vacuolen in sich niederlegen. Die Entodermzellen übernehmen also jetzt ihre specifische Funktion, sie bilden gleichsam in sich Reservoire aus, in welchen die Nährstoffe aufgespeichert und dann allmählich dem Organismus zugeführt werden. Weiter will ich aber hier auf diese Vorgänge nicht eingehen, ich werde später bei der Organbildung, speciell der Entwicklung des Darmkanals, des Genaueren darauf zurückzukommen haben.

Inzwischen verengt sich der Blastoporus in Folge des oben beschriebenen Vorganges immer mehr, die Gestalt der Gastrula wird dabei in dorsoventraler Richtung immer noch verlängert, zu einem völligen Verschlusse des Urmundes, wie es bei vielen Mollusken beobachtet wurde, kommt es aber nicht, stets bleibt eine feine, runde Öffnung erhalten, wie sie Fig. 65 zeigt. Niemals konnte ich wenigstens etwas von einer Verschmelzung der Ränder bemerken. Weiterhin erfüllte das Eiweiß stets in gleicher Weise die Gastralhöhle. Würde der Blastoporus sich zu irgend einer Zeit verschließen, so müsste, selbst angenommen, dass der Vorgang der Beobachtung entgangen wäre, dieser sich doch in einer verminderten Eiweißaufnahme wohl bemerklich machen. Aber ein Verschluss des Blastoporus ist doch desshalb, weil er bei einer Anzahl von Formen beobachtet wurde, noch kein allgemein nothwendiges Postulat, ja in diesem Falle wäre er sogar ganz unerklärlich, da gerade um diese Zeit, wo ein Verschluss des Blastoporus allein denkbar sein würde, der Embryo unter starker Eiweißaufnahme sehr schnell wächst, und ihm gerade dann seine Nahrung auf einige Zeit entzogen würde.

Um nun über die wichtige Frage, betreffend das weitere Schicksal des Blastoporus, ob er direkt in Mund oder After übergeht, weitere Aufschlüsse zu erlangen, dürfen wir uns nicht mit den bisher beschriebenen Stadien begnügen, da jede auf diesen allein beruhende Orientirung unsicher sein muss, sondern wir müssen hierzu vor Allem die Ausbildung dieser Gastrula zur fertigen Larvenform berücksichtigen. Bevor dies aber im Folgenden geschieht, will ich die Litteratur, so weit sie die Gastrulation der Mollusken behandelt, kurz besprechen.

Litteratur.

Was zunächst die Abflachung des Keimes vor dem Beginne der eigentlichen Gastrulation betrifft, so wurde dieses Stadium schon öfter an verschiedenen Formen beobachtet. KOFOID beschreibt es von Limax agrestis, FERD. SCHMIDT von Succinea, FOL von Pulmonaten überhaupt, LEREBOULLET von Limnaeus, weiterhin BÜTSCHLI und TÖNNIGES von Paludina und schließlich v. ERLANGER und SARASIN von Bithynia.

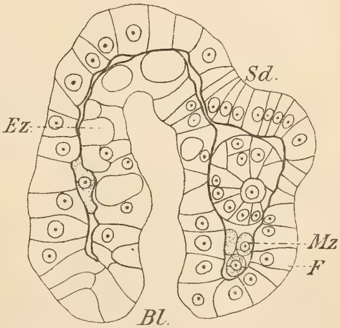
Die Gastrulation selbst verläuft theils embolisch durch Invagination, theils epibolisch, indem die Ektodermzellen die Entodermzellen umwachsen. Doch sind beide Modi durchaus nicht streng geschieden, öfter finden sich Zwischenstufen, die beide Typen in einander vereinen. Eine reine Invaginationsgastrula, wie sie sich bei Limax findet, wurde fernerhin noch beobachtet an Succinea von FERD. SCHMIDT, an Limnaeus von LEREBOULLET und RAY LANKESTER, an Planorbis von RABL, d. h. also an allen Pulmonaten, was auch die Arbeiten FOL's bestätigen, weiterhin an Paludina und Bithynia von v. ERLANGER, an Dondersia von PRUVOT, an Patella von PATTEN, an Chiton und Dentalium von KOWALEVSKY, und schließlich unter den Lamellibranchiaten an Pisidium von RAY LANKESTER, an Cyclas cornea von STAUFFACHER und ZIEGLER und an Unioniden von LILLIE. Fast alle diese Formen zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Makromeren an Größe sehr schnell reducirt werden, schärfer ausgeprägt sind letztere schon in der zweiten Gruppe, welche halb embolische, halb epibolische Gastrulae besitzt, und aus der ich hier nur Neritina (BLOCHMANN), Natica (BOBRETZKY), Vermetus und Calyptraea (SALENSKY), Umbrella (HEYMONS), Elysia (HADDON), Clione (KNIPOWITSCH) und Ostrea (HORST) anführen will. Bei den Formen schließlich, bei denen Epibolie wohl ausgebildet ist, finden sich stets mächtige, dotterreiche Makromeren, denen gegenüber die kleinen Ektodermzellen nur als eine umwachsende Kappe erscheinen. Diese Art der Gastrulation besitzen unter anderen Nassa und Fusus nach BOBRETZKY, Acera bullata nach LANGERHANS, Aplysia nach BLOCHMANN, Teredo nach HATSCHEK und Modiolaria nach LOVÉN.

Um schließlich noch auf einen weiteren Punkt bei der Gastrulation einzugehen, nämlich auf die Frage nach einem Verschlusse des Blastoporus, so sind hier die Beobachtungen sehr mannigfach und sich widersprechend. Ein wirklicher Verschluss, der, wenn er genauer in seinem Verlaufe beobachtet wurde, mit der einzigen Ausnahme von Paludina (nach Tönniges) von hinten nach vorn erfolgt, wird bisher behauptet für Nassa und Natica von Bobretzky, für Crepidula von Conklin, Neritina von Blochmann, Bithynia von Sarasin, für Patella von Patten, Chiton von Metcalf, für Umbrella von Heymons, Aplysia von Manfredi und Blochmann, Tergipes von Ray Lankester, schließlich unter den Lamellibranchiaten für Cyclas cornea von Ziegler, für Unioniden von Lillie, für Teredo von Hatschek, für Pisidium von Ray Lankester und für Modiolaria von Lovén.

Die Zahl derjenigen Formen, bei denen der Blastoporus geöffnet bleibt, ist viel geringer. Es gehören hierher vor Allem die Pulmonaten, nie konnte an diesen ein Verschluss konstatirt werden, weder von Fol, noch von Rabl (Planorbis), noch von Ferd. Schmidt an Succinea, noch von Kofoid und mir an Limax agrestis und Limax maximus. Nur Ray Lankester giebt einen Verschluss des Blastoporus für Limax, Arion und Limnaeus an, doch sind seine spärlichen Beobachtungen gegenüber den obigen kaum ins Gewicht fallend. Ein Offenbleiben des Urmundes wird weiterhin noch behauptet von Paludina nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Ray Lankester, Bütschli, Blochmann und v. Erlanger. Doch stehen diesen Angaben die älteren Beobachtungen von Rabl und die neuesten von Tönniges, welche beide einen Verschluss konstatirten, gegenüber. Geöffnet bleibt ferner der Blastoporus bei Fusus nach Bobretzky, bei Vermetus nach Salensky, bei Doris nach Langerhans und bei Ostrea nach Horst.

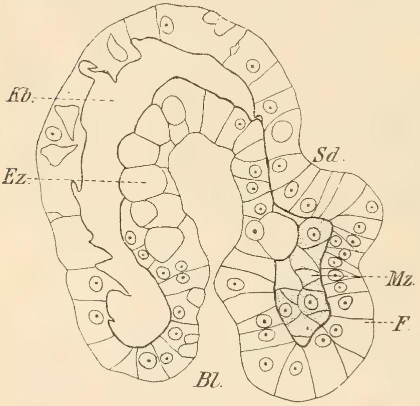
III. Ausbildung der äufseren Larvenform.

Als sichere Orientirungsmarken können bei der Frage nach dem Schicksal des Blastoporus erst die frühesten Organanlagen, die eine ganz bestimmte und unzweifelhafte Lage haben, gelten. Als solche treten hier zuerst Fuß- und Schalendrüse auf, diese beiden Organe müssen wir desshalb jetzt hauptsächlich beachten, nach ihnen allein können wir die Frage, ob der Blastoporus zu Mund oder After wird, entscheiden. Die früheste, unzweifelhafte Anlage beider Organe tritt im Stadium der Textfig. 4 auf, die Schalendrüse wohl auch schon in dem der Fig. 65 auf Taf. XXIII. Das erst erwähnte Stadium schließt sich eng an das letztere an. Der Blastoporus ist nach außen offen, von ihm ausgehend trifft man auf der einen Seite

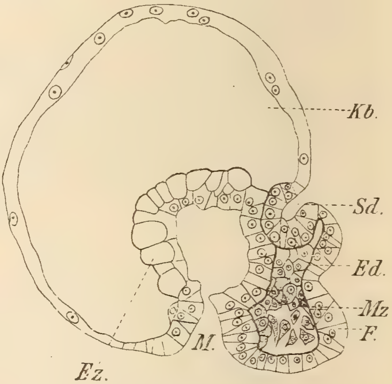


Textfig. 4.
Sagittalschnitt durch eine ältere Gastrula mit erster Anlage der Schalendrüse. *Bl*, Blastoporus; *F*, Fuß; *Ez*, Entodermzellen; *Mz*, Mesodermzellen; *Sd*, Schalendrüse. Vergr. 248.

auf einen Höcker, es ist dies der Fußhöcker. Im Inneren liegt über demselben ein größerer Zellenhaufen, den ich nicht für Mesoderm, sondern für eine erste, allerdings schräg getroffene, Anlage des Enddarmes halten möchte, und darüber endlich tritt, durch eine Furche vom Fußhöcker geschieden, eine flache Einstülpung des Ektoderms auf, die erste Anlage der Schalendrüse. Ihre Zellen haben sich gegenüber den umgebenden Ektodermzellen etwas verlängert, sie sind schmäler geworden und haben sich enger an einander gedrängt. Das sich direkt hieran anschließende Bild giebt Textfig. 5. Der Blastoporus hat sich an einer Stelle verengt, Fußhöcker und Schalendrüse sind etwas schärfer markirt, zugleich hebt sich an der entgegengesetzten Seite das äußere Ektoderm vom Entoderm ab, so dass ein freier Raum zwischen beiden entsteht, der in Textfig. 6 und weiterhin 7 und 8 unter starker Abflachung des Ektoderms zu enormer Größe anschwillt, es stellt dies die erste Anlage eines Larvenorgans, die Kopfblase, dar. In Textfigur 6 ist jetzt auch der Fußhöcker bereits nach hinten ausgewachsen, die Schalendrüse hat sich tief eingestülpt, in Textfig. 7 ist sie nur noch durch einen ganz feinen Kanal mit der Außenwelt verbunden, und in Textfig. 8 ist sie vollständig abgeschnürt und liegt als rundes Bläschen zwischen Ektoderm und Entoderm. Nunmehr können wir über das Schicksal des Blastoporus keinen Augenblick mehr im Zweifel sein, aus ihm geht unstreitig der Mund hervor, denn die Stelle, wo die mächtige Kopfblase sich entwickelt, ist die



Textfig. 5.

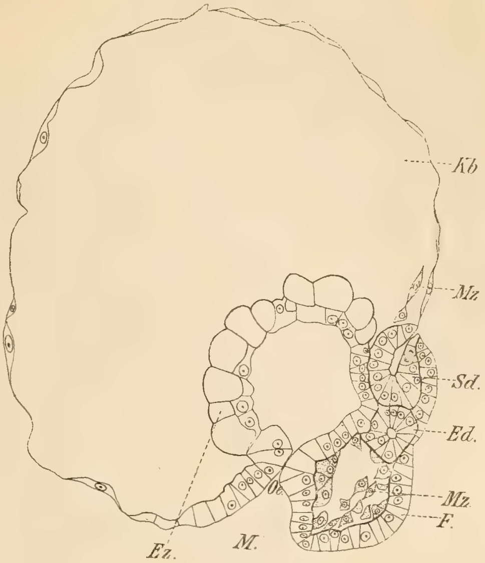


Textfig. 6.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch einen ganz jungen Embryo, mit erster Anlage der Kopfblase (*Kb*). Bezeichnungen wie in Fig. 4. Vergr. 248.

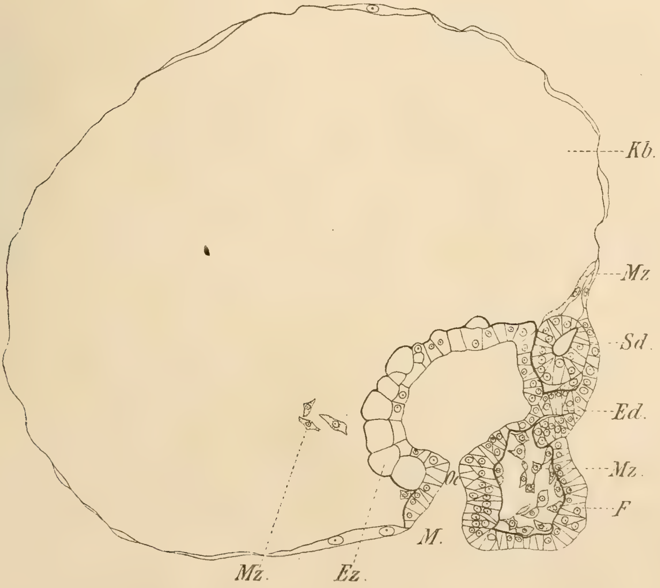
Fig. 6. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. Kopfblase stärker entwickelt. *M*, Mund; *Ed*, Enddarm, sonst Bezeichnungen wie in Fig. 4 und 5. Vergr. 160.

vordere Seite, wo Schalendrüse und Fuß sich anlegen, ist die Hinterseite, der ursprüngliche Blastoporus und jetzige Mund liegt ventral. Auch lässt der ursprüngliche Blastoporus, dessen Schicksale die obigen Figuren in ununterbrochener Reihenfolge geben, schon das Verhalten des späteren Mundes erkennen, die Verengung auf Textfig. 5 u. 6 deutet den in Textfig. 7 schon weiter ausgebildeten Ösophagus an, der nach innen in die Gastral-



Textfig. 7.

Sagittalschnitt durch einen noch älteren Embryo. *Oe.* Ösophagus, sonst Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 150.



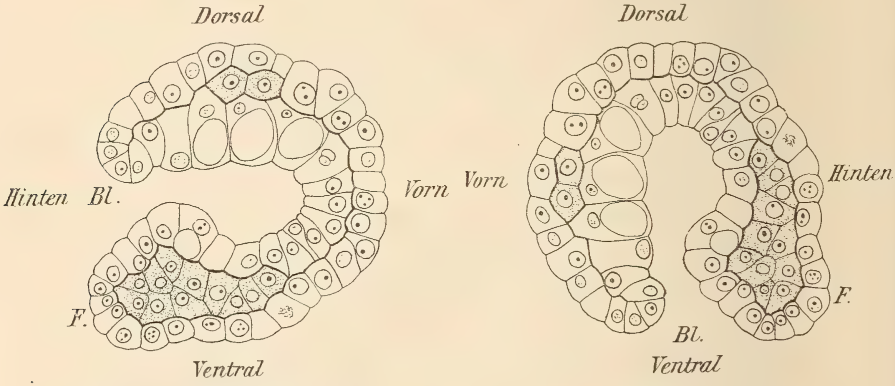
Textfig. 8.

Sagittalschnitt durch die ausgebildete Larvenform. Kopfblase sehr weit ausgedehnt. Schalendrüse vollständig abgeschnürt. Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 150.

höhle, nach außen in einen weiten Vorraum, gebildet durch das Stomodaeum, führt.

Wir haben also bei der ausgebildeten Larve ganz dieselbe Orientirung beibehalten, die wir bei der Gastrula anwandten, der Blastoporus, resp. Mund, bleibt zunächst ventral liegen und verschiebt sich erst allmählich nach vorn, während der Fuß nach hinten auswächst. Die Stelle der Vereinigung beider Mesodermstreifen, die sich jetzt schon längst in spindelförmige Mesodermzellen aufgelöst haben, bildet die Hinterseite und ist hier durch die Mesodermanhäufung im Fußhöcker angedeutet, ganz entsprechend der Lage der Urmesodermzelle und entsprechend der hinteren Makromere des vierzelligen Stadiums. Gerade erst durch diese späten Stadien erlangt die frühere Orientirung eine Bestätigung und theilweise Begründung.

Ich bin hier auf die Larvenform, die im zweiten Theile meiner Arbeit genauer geschildert werden wird, desswegen näher eingegangen, um die von Kofoid, allerdings nur unter Zögern, aufgestellte Ansicht, dass bei Limax aus dem Blastoporus der After hervorgehe, widerlegen zu können. Kofoid orientirt zunächst eine Gastrula, die äußerlich genau mit der meinigen übereinstimmt, in ganz anderer Weise. Meine Vorder- und Hinterseite nimmt er als Ober- und Unterseite und umgekehrt meine Ober- und Unterseite als Vorder- und Hinterseite (vgl. Textfig. 9 und 10. Diese stellen eine Kopie seiner Fig. 56 dar. Ich habe sie gewählt, um zu zeigen, wie übereinstimmend unsere Befunde äußerlich bis zu diesem Stadium sind, und wie nur die Deutung eine verschiedene ist). Schon seine Er-



Textfig. 9. Textfig. 10.

Sagittalschnitte durch eine ältere Gastrula von Limax agrestis. Kopie nach Kofoid. Vergr. 280. Fig. 9 zeigt die Orientirung Kofoid's, Fig. 10 die meinige.

klärung, unter welchen Drehungs- und Überwachsungserscheinungen die jüngere Gastrula sich in die ältere verwandelt, erscheint mir sehr gekünstelt. Der Blastoporus, der auch nach seiner Angabe durch einen Verschluss von hinten nach vorn seine schließliche Gestalt erlangte, soll sich nun plötzlich durch ein umgekehrtes Überwachsen von Seiten des Vorderrandes wieder nach hinten verschieben. Er erklärt selbst, dass Zwischenstufen hierfür kaum aufzufinden seien, und diejenigen, welche er hierfür anführt, scheinen mir durchaus nicht beweisend zu sein. Seine Fig. 54 scheint mir viel eher ein jüngeres Stadium zu sein, auf welchem der Urdarm noch in einen vorderen, tieferen und einen hinteren, flacheren Abschnitt getheilt ist, entsprechend etwa meiner Fig. 61 auf Taf. XXIII, seine Fig. 56 gleicht, wie schon gesagt, genau der von mir gegebenen, die plötzliche Verschiebung aber des Blastoporus von der Ventralseite nach der Hinterseite scheint mir durch diese Figuren eben so wenig gerechtfertigt, wie durch seine Totalansichten. Dass die von ihm »dorsal« genannte Wand des Archenterons stärker vacuolisirt erscheint, spricht ganz zu Gunsten meiner Orientirung, auch meine Figuren zeigen ganz dasselbe Verhalten, der weniger vacuolisirten Wand entspricht eben die Stelle, die später der Enddarm einnimmt. Ältere Stadien, die, wie wir gesehen haben, schließlich allein maßgebend sein können, führt er überhaupt nicht an. Er giebt nur einen Schnitt, wo er die Schalendrüsenanlage bezeichnet, aber ob das Bezeichnete sie wirklich ist, lässt sich kaum mit Sicherheit entscheiden. Wenn seine Orientirung richtig wäre, so müsste er ein Stadium anführen, auf dem an seiner Ventralseite eine Mundeinstülpung auftritt und zugleich an der entgegengesetzten, dorsalen Seite eine zweite Vertiefung, die Schalendrüsenanlage, vorhanden ist.

Nun stützt sich Kofoid bei seiner Orientirung auf die Figuren Fol's (»Développement des Gastéropodes Pulmonés«), und glaubt dessen Schalendrüse für die Mundeinstülpung, und den Mund für den After ansprechen zu müssen. Er konnte dies nur desshalb thun, weil Fol's Bilder keine lückenlose Serie bilden und derselbe sie nicht in ihrer natürlichen Lage darstellt, ich glaube aber, dass meine Bilder wohl die nöthige Ergänzung bringen werden und eine Vereinigung derselben sicher ermöglichen. Nöthigenfalls hätte ich noch beliebige Zwischenstufen anbringen können, aber nie konnte ich zwei gleichzeitige Einstülpungen an zwei entgegengesetzten Seiten beobachten, wie es z. B. bei Paludina, wo ja der Blastoporus thatsächlich zum After wird, so außerordentlich klar zu erkennen ist. Nehmen wir dazu die Lage der Kopfblase, ferner dass der Enddarm, ganz wie es meine Orientirung verlangt, sich zwischen Schalendrüse und Fuß anlegt, — man sieht ihn in voller Ausbildung mit Lumen und theilweiser Verschmelzung mit beiden Blättern bereits in Textfig. 7 und 8 —, so werden wir unbedingt zu dem Schlusse gedrängt, dass aus dem Blastoporus der Mund hervorgeht. KOFOID's Annahme setzt so große Verschiebungen und Umänderungen am Embryo voraus, dass sie mir in obiger Serie unmöglich hätten entgehen können.

Litteratur.

Was zunächst die Pulmonaten betrifft, so wurde bisher stets ein direkter Übergang des Blastoporus in den Mund behauptet, mit Ausnahme eben der neuesten Arbeit von KOFOID. Ein solcher wurde beobachtet bei Succinea und Limax agrestis von FERD. SCHMIDT, ferner bei Pulmonaten überhaupt von FOL in dessen oben erwähnten Pulmonatenentwicklung, bei Planorbis von RABL, bei Limnaeus von WOLFSON und LEREBOULLET.

Auch unter den übrigen Mollusken scheint dieser Typus der verbreitetste zu sein, wir finden einen Übergang in den Mund, theils auf direktem Wege, theils nach vorhergehender Schließung, unter den Prosobranchiern bei Nassa, Fusus und Natica nach BOBRETZKY, bei Neritina nach BLOCHMANN, bei Bithynia und Capulus hungaricus nach V. ERLANGER, bei Patella nach PATTEN, bei Vermetus und Calyptraea nach SALENSKY, bei Crepidula nach CONKLIN, ferner unter den Opisthobranchiern bei Umbrella nach HEYMONS und bei Aplysia nach BLOCHMANN, weiter bei den Heteropoden nach FOL, bei den Pteropoden (Clione) nach KNIPOWITSCH, schließlich unter den Lamellibranchiaten bei Ostrea nach HORST und bei Teredo nach HATSCHEK, unter den Scaphopoden bei Dentalium nach KOWALEVSKY und unter den Amphineuren bei Chiton nach demselben Autor.

Die Zahl der Formen, welche aus dem Blastoporus den After hervorgehen lassen, ist gegenüber den obigen nur ganz gering. Ein solcher Vorgang wurde beobachtet bei Paludina nach den übereinstimmenden Untersuchungen von RAY LANKESTER, BÜTSCHLI, BLOCHMANN und V. ERLANGER. TÖNNIGES, giebt einen Durchbruch des Afters an der schließlichen Verschlussstelle des Blastoporus an, RABL behauptet dagegen auch hier einen Durchbruch des Mundes. Den Übergang oder Durchbruch in den After zeigen ferner noch wahrscheinlich Dondersia nach PRUVOT und zwei Lamellibranchiaten, nämlich Pisidium nach RAY LANKESTER und Cyclas cornea nach ZIEGLER. Freilich ist die Scheidung beider Typen nicht stets so scharf durchzuführen, manche der oben angeführten Formen, wie namentlich Paludina und Cyclas, zeigen auch Beziehungen des Mundes zum Blastoporus, in so fern dieser sich am vorderen Ende des ursprünglich lang schlitzförmigen Blastoporus anlegt, wie umgekehrt unter der erst genannten Gruppe einige, wie Umbrella und Aplysia, auch Beziehungen des Blastoporus zum After aufweisen. Immerhin ist aber ihre Zahl nur gering, so dass wir wohl mit vollem Rechte den Typus, wonach aus dem Blastoporus der Mund hervorgeht, als den vorherrschenden betrachten dürfen.

Marburg, Juli 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. van Beneden, Recherches sur le développement des Aplysies. Annales des sciences nat. 2. sér. Tome XV. Zoologie. 1841.
2. F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1882.
3. F. Blochmann, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
4. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877.
5. O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (I. Paludina vivipara. II. Neritina fluviatilis). Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
6. E. G. Conklin, The cleavage of the ovum in Crepidula fornicata. Zoolog. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.
7. H. E. Crampton, Reversal of cleavage in a sinistral Gasteropod. Annals N. Y. Acad. Sc. VIII. March 1894.
8. H. E. Crampton, Experimental Studies on Gasteropod Development. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. III. 1896.
9. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
10. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. I. Bithynia tentaculata. Mittheil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. X. 1892.
11. R. v. Erlanger, Mittheilungen über Bau und Entwicklung einiger marinen Prosobranchier. Zoolog. Anzeiger. 15. Jahrg. Nr. 408. 1892.
12. R. v. Erlanger, Zur Bildung des Mesoderms bei der Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. XXII. 1894.
13. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXI. Abth. 3. 1875.
14. H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Arch. de Zool. exp. et génér. Tome IV. 1875.
15. H. Fol, Sur le développement des Hétéropodes. Arch. de Zool. exp. et génér. Tome V. 1876.
16. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Arch. de Zool. exp. et génér. Tome VIII. 1880.
17. T. Fujita, Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zoolog. Magazine. Vol. VII. No. 79. Tokyo 1895.
18. C. Gegenbaur, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.
19. A. Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anadonta piscinalis. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
20. A. C. Haddon, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXII. 1882.
21. B. Hatschek, Über die Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. aus d. zool. Inst. zu Wien. Bd. III. 1880.

22. A. P. Henchman, The origin and development of the central nervous system in Limax maximus. Bull. of the mus. of comper. Zool. at Harv. College. Vol. XX. 1890.

23. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.

24. R. Horst, On the development of the european Oyster. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXII. 1882.

25. R. Horst, De Ontwikkelingsgeschiedenes van de Oester (Ostrea edulis L.). Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. Suppl. Deel I. 1883/84. (Auch französisch.)

26. H. v. Ihering, Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. IX. 1875.

27. N. Knipowitsch, Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.

28. C. A. Kofoid, On some laws of cleavage in Limax. Proc. of the amer. Acad. of Arts and Sciences. Januar 1894.

29. C. A. Kofoid, On the early development of Limax. Bull. of the mus. of comp. Zool. at Harv. College. Vol. XXVII. 1895.

30. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. IV. 1889.

31. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1893.

32. A. Kowalevsky, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Annal. du Mus. d'hist. nat. de Marseille. Tome I. 1883.

33. A. Kowalevsky, Embryogénie du Chiton Polii. Annal. du Mus. d'hist. nat. de Marseille. Tome I. 1883.

34. A. Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. 1884.

35. P. Langerhans, Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia. Diese Zeitschr. Bd. XXIII. 1873.

36. E. Ray Lankester, Observations on the development of the Pond-snail (Limnaeus stagnalis). Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XIV. 1874.

37. E. Ray Lankester, Contributions to the developmental History of the Mollusca. Philos. Transact. R. Society. Vol. CLXV. Part 1. 1875.

38. E. Ray Lankester, On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivipara. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XVI. 1876.

39. A. Lereboullet, Embryologie du Limnée des étangs. Annal. des scienc. nat. 4. sér. Zool. Tome XVIII. 1862.

40. F. R. Lillie, The embryologie of the Unionidae. Journ. of Morphology. Vol. X. 1895.

41. S. Lovén, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1879. (Auszug aus: Handlingar K. Svensk. Vetensk. Akad. 1848.)

42. L. Manfredi, Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti della R. Accad. delle Science Fisiche e Math. Vol. IX. 1882.

43. E. L. Mark, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harv. College. Vol. VI. 1881.

44. M. Metcalf, Contributions to the Embryologie of Chiton. Stud. from the biolog. Labor. of the John Hopkins University. Vol. V. 1893.

45. W. Patten, The embryologie of Patella. Arb. aus dem zool. Institut der Univ. Wien. Bd. VI. 1886.

46. C. Pruvot, Sur le développement d'un Solénogastre (Dondersia banyulensis). Compt. rend. des séances de l'acad. des sciences. Tome CXI. 1890.

47. C. Rabl, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschrift für Naturw. Bd. X. 1876.

48. C. Rabl, Über die Entwicklungsgeschichte der Tellerschnecke. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.

49. C. Rabl, Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von Planorbis. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.

50. C. Rabl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. der k. Akad. der Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVII. 3. Abth. 1883.

51. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. I. Calyptraea sinensis. II. Trochus. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.

52. W. Salensky, Zur Entwicklungsgeschichte des Vermetus. Biolog. Centralblatt. Bd. V. 1885.

53. W. Salensky, Études sur le développement du Vermet. Archives de Biologie. Tome VI. 1887.

54. P. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arb. aus d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. VI. 1883.

55. Ferd. Schmidt, Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zoolog. Jahrb. Abtheil. für Anat. u. Ontog. der Thiere. Bd. VII. 1894.

56. Ferd. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Zoolog. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere. Bd. VIII. 1895.

57. H. Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXVIII. 1893.

58. A. Stuart, Über die Entwicklung einiger Opisthobranchier. Diese Zeitschrift. Bd. XV. 1865.

59. C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

60. N. A. Warneck, Über die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gastropoden. Bull. de la soc. impér. des Naturalistes de Moscou. Tome XXIII. Partie 1. 1850.

61. C. O. Whitman, The Embryologie of Clepsine. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XVIII. 1878.

62. E. B. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journal of Morph. Vol. VI. 1892.

63. C. v. Wistinghausen, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mittheil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. X. 1891.

64. Wl. Wolfson, Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis. Bull. de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg. Vol. XXVI. 1880.

65. E. Ziegler, Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 32—34 auf Taf. XXII, sind mit Zeiss, Oc. 2, Obj. E gezeichnet und mit dem Zeichenprisma entworfen. Bei den Fig. 32—34 auf Taf. XXII wurde Zeiss, Oc. 2, Obj. F verwandt.

Erklärung der Buchstaben:

Bl, Blastoporus;
Ect, Ektoderm;
Ent, Entoderm;
M.str, Mesodermstreifen;
M.z, Mesodermzelle;
R.k, Richtungskörperchen;
Sd, Schalendrüse;
U.m, Urmesodermzelle.

Tafel XX.

Fig. 1. Beginnende Durchschnürung der ersten Furchungsebene.

Fig. 2. Zweizelliges Stadium von der Seite. Die erste Furchungsebene hat beide Furchungskugeln vollständig getrennt.

Fig. 3. Zweizelliges Stadium von der Seite. Beide Furchungskugeln sind wieder verschmolzen.

Fig. 4. Zweizelliges Stadium vom animalen Pole. Theilungsspindeln zum vierzelligen Stadium ausgebildet.

Fig. 5. Vierzelliges Stadium vom animalen Pole.

Fig. 6. Dessgleichen, im Zustande der Verschmelzung.

Fig. 7. Vierzelliges Stadium von der Vorderseite.

Fig. 8. Vierzelliges Stadium, schräg von vorn und rechts gesehen.

Fig. 9. Vierzelliges Stadium von der Vorderseite im Zustande der Verschmelzung.

Fig. 10. Achtzelliges Stadium vom animalen Pole.

Fig. 11. Achtzelliges Stadium von der Seite.

Fig. 12. Achtzelliges Stadium vom animalen Pole, im Zustande der Verschmelzung.

Fig. 13. Achtzelliges Stadium von der Seite, im Zustande der Verschmelzung.

Fig. 14. Achtzelliges Stadium vom animalen Pole. Theilungsspindeln zum 12- und 16-zelligen Stadium angelegt.

Fig. 15. Dessgleichen, von der Seite.

Fig. 16. Zwölfzelliges Stadium von der Seite. Theilungsspindeln zum 16-zelligen Stadium ausgebildet.

Tafel XXI.

Fig. 17. 16-zelliges Stadium von der Seite.

Fig. 18. Dessgleichen, im Zustande der Verschmelzung.

Fig. 19. 16-zelliges Stadium vom animalen Pole.

Fig. 20. 16-zelliges Stadium vom vegetativen Pole.

Fig. 21. 16-zelliges Stadium vom vegetativen Pole. Theilungsspindeln zum 24-zelligen Stadium in den Gruppen 5.1 und 5.2 angelegt.

Fig. 22. Dasselbe Präparat von der Seite.

Fig. 23. 22-zelliges Stadium vom animalen Pole.

Fig. 24. Dasselbe Präparat vom vegetativen Pole.

Fig. 25. 24-zelliges Stadium vom vegetativen Pole.

Fig. 26. 24-zelliges Stadium vom animalen Pole. Theilungsspindeln zum 28-zelligen Stadium in 5.4 angelegt.

Fig. 27. Theilungsspindeln in den Gruppen 6.2 und 6.4 zum 32- und 36-zelligen Stadium ausgebildet.

Fig. 28. Übergang aus dem 36-zelligen Stadium in das 40-zellige durch Theilung der Gruppe 6.1.

Fig. 29. 40-zelliges Stadium vom vegetativen Pole.

Fig. 30. Dasselbe Stadium, etwas älter, vom vegetativen Pole.

Fig. 31. 40-zelliges Stadium vom animalen Pole. Theilungsspindeln zum 44-zelligen Stadium in der Gruppe 5.3 angelegt.

Tafel XXII.

Fig. 32. Schnitt durch den animalen Pol eines zweizelligen Stadiums. Das eine Richtungskörperchen befindet sich auf dem Stadium der Verschmelzung mit der einen Furchungskugel.

Fig. 33. Beginn der Volumenzunahme des Richtungskörperchens.

Fig. 34. Richtungskörperchen, im extremen Maße angeschwollen und stark vacuolisirt.

Fig. 35. Schnitt durch ein zweizelliges Stadium im Zustande der Verschmelzung.

Fig. 36. Schnitt durch ein zweizelliges Stadium. Beginnende Ausbildung des Hohlraumes.

Fig. 37. Schnitt durch ein zweizelliges Stadium. Der Hohlraum befindet sich in seiner weitesten Ausdehnung.

Fig. 38. Schnitt durch ein vierzelliges Stadium mit ausgebildetem Hohlraum. Näher am animalen Pole geführt.

Fig. 39. Dessgleichen, Schnitt näher am vegetativen Pole geführt.

Fig. 40. Schnitt durch ein vierzelliges Stadium, nach vollständiger Ausstoßung der Flüssigkeit des Hohlraumes.

Fig. 41. Schnitt durch ein achtzelliges Stadium, vom animalen zum vegetativen Pole verlaufend. Geringe Ausbildung des Hohlraumes.

Fig. 42. Dessgleichen. Der Hohlraum ist maximal angeschwollen.

Fig. 43. Dessgleichen. Der Hohlraum kommunicirt mit der Außenwelt.

Fig. 44. Dessgleichen. Die Ränder der Öffnung haben sich wieder an einander gelegt.

Fig. 45. Dessgleichen. Der Flüssigkeitsraum ist vollständig geschwunden.

Fig. 46. Schnitt durch ein 16-zelliges Stadium, Ausdehnung des Hohlraumes gering.

Fig. 47. Dessgleichen, wie voriger vom animalen zum vegetativen Pole geführt. Hohlraum extrem ausgebildet.

Fig. 48. Schnitt durch ein 24-zelliges Stadium, vom animalen zum vegetativen Pole geführt. Nach fast vollständiger Ausstoßung des Flüssigkeitsraumes.

Fig. 49. Schnitt durch ein 24-zelliges Stadium. Am animalen Pole Theilung zum 28-zelligen. Der Hohlraum ist wieder aufgetreten.

Fig. 50. Älteres Furchungsstadium mit regelmäßiger Zellwandung und schwach entwickelter Binnenhöhlung. (Das Richtungskörperchen ist von einem drei Schnitte entfernt liegenden der Serie auf diese Figur projicirt, um den animalen Pol zu bezeichnen.)

Fig. 51. Älteres Furchungsstadium im Schnitte, die starke Vacuolisirung am animalen Pole zeigend.

Fig. 52. Schnitt durch ein 40-zelliges Stadium vom animalen zum vegetativen Pole verlaufend. Die Urmesodermzelle beginnt sich ins Innere zu schieben.

Fig. 53. Dessgleichen. Die Urmesodermzelle ist nahezu von der Außenwelt abgetrennt.

Tafel XXIII.

Fig. 54. Schnitt durch ein älteres Stadium. Die Urmesodermzelle liegt im Inneren der Furchungshöhle.

Fig. 55. Schnitt durch einen älteren Keim, mit zwei symmetrisch liegenden Mesodermzellen.

Fig. 56. Dessgleichen, die eine der beiden Urmesodermzellen beginnt sich von Neuem zu theilen.

Fig. 57. Sagittalschnitt durch ein noch älteres Stadium, mit wohl ausgebildetem Mesodermstreifen.

Fig. 58. Frontalschnitt durch einen abgeplatteten Keim, die gesonderte Lage der drei Keimblätter zeigend.

Fig. 59. Sagittalschnitt. Ausbildung eines Entodermpfropfes und Beginn der Gastraleinstülpung.

Fig. 60. Sagittalschnitt. Einstülpung tiefer ausgebildet.

Fig. 61. Sagittalschnitt. Gastralhöhle in einen vorderen, tieferen und einen hinteren, flacheren Raum geschieden.

Fig. 62. Querschnitt durch den vorderen Theil einer jungen Gastrula.

Fig. 63. Sagittalschnitt. Der Blastoporus beginnt sich zu verengen, die Gastrula wird höher.

Fig. 64. Frontalschnitt durch eine ältere Gastrula, die seitlichen Mesodermwülste zeigend.

Fig. 65. Sagittalschnitt durch eine sehr weit ausgebildete Gastrula. Blastoporus sehr verengt. Erste Anlage der Schalendrüse.

Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes.

Von

V. v. Ebner.

(Wien.)

Mit Tafel XXIV—XXVI.

I. Einleitung.

Der wesentliche Inhalt dieser Abhandlung wurde bereits in drei Mittheilungen (5, 6, 7), welche in den Sitzungsberichten der k. Akad. der Wissenschaften in Wien erschienen sind, veröffentlicht. Wenn trotzdem derselbe Gegenstand hier nochmals behandelt wird, so geschieht dies vorzüglich desshalb, weil die früheren Veröffentlichungen den Charakter vorläufiger Mittheilungen hatten, und insbesondere nur wenige, schematische Abbildungen enthielten, welche für das Verständnis der zum Theil sehr verwickelten Strukturverhältnisse kaum ausreichen dürften. An der Hand reichlicherer Abbildungen ist es aber auch möglich auf Einzelheiten einzugehen, welche in den vorläufigen Mittheilungen nicht berücksichtigt werden konnten.

Die Untersuchung der Chorda dorsalis der Cyclostomen und Acipenseriden wurde hauptsächlich mit Rücksicht auf den Bau und die Herkunft der Chordascheiden unternommen, welche in mehrfacher Beziehung Fragen von allgemeiner histologischer Bedeutung darbieten. Wenn auch seit der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts, insbesondere durch die Untersuchungen JOHANNES MÜLLER's die bindegewebige, leimgebende Natur der Faserscheide der Chorda der niedersten Fische ziemlich allgemein angenommen war, so wurden doch Zweifel an der Richtigkeit dieser Aufstellung rege, als sich die Erkenntnis Bahn brach, dass die Faserscheide ein völlig zellenloses Gewebe darstellt, welches von der Chorda dorsalis, und zwar von der oberflächlichsten, epithelartig angeordneten Zellschicht derselben, dem sogenannten Chordaepithel, gebildet wird. Diese Thatsachen schienen auf eine nahe Verwandtschaft der Chordafaserscheide mit epithelialen Geweben hinzuweisen und die Auffassung derselben als eine echte Cuticularbildung zu rechtfertigen; um so mehr, als die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen die direkte Abstammung der Chorda von einem der epithelialen Grenzblätter des Keimes, sei es vom oberen oder vom unteren Keimblatte, ergaben. Durch diese Befunde war allen jenen Forschern, welche an einen ursprünglichen Gegensatz von Epithelgeweben und Bindesubstanzen glauben, der bis zur ersten Anlage der Keimblätter zu verfolgen sei, ein Paradoxon gegeben, wenn wirklich die Chorda ein Epithelgewebe und die von derselben gebildete Faserscheide fibröses Bindegewebe ist. Forscher dieser Richtung, wie insbesondere LWOFF (27), haben die Schwierigkeiten dadurch zu beseitigen gesucht, dass sie die Faserscheide der Cyclostomen und Acipenseriden mit Zellen ausstatteten, welche vom skelettbildenden Bindegewebe abstammen und die Bindegewebsbündel bilden sollten, während das Chordaepithel nur mit dem Wachsthume der Chorda, nicht aber mit der Bildung der Faserscheide in Beziehung stehe. Die Mehrzahl der neueren Autoren geht auf die Frage, ob die Faserscheide leimgebendes Bindegewebe sei, nicht näher ein und begnügt sich mit der Annahme der cuticularen Natur der Faserscheide und führt, Angaben GEGENBAUR's über das Vorkommen von Radiärfasern oder Porenkanälen in der Faserscheide bestätigend, Beobachtungen an, welche mit der einfach fibrösen Struktur der Faserscheide nicht in Übereinstimmung zu bringen sind, wohl aber für die echt cuticulare Natur derselben zu sprechen scheinen.

Allein es darf wohl hervorgehoben werden, dass der Begriff der Cuticula ein schwankender wird, wenn man ihn auf andere Gewebebildungen anwendet, als auf zellenlose Deckschichten der freien Oberfläche von Epithelien, sei es der Körperoberfläche, sei es der Oberfläche von Hohlräumen im Inneren des Organismus. Die Faserscheide der Chorda hat nirgends eine freie Oberfläche, sie liegt nach innen dem Chordaepithel an, nach außen aber haftet sie an der äußeren elastischen Haut (Elastica externa), und diese hängt wieder zusammen mit dem skelettbildenden Bindegewebe oder mit knorpeligen Skelettstücken. Will man die Chordascheide als Cuticularbildung bezeichnen, so kann man mit demselben Rechte den zellenlosen Knochen, der bei der Mehrzahl der Knochenfische das ganze Skelett bildet, oder das Zahnbein ebenfalls dahin rechnen und die dem Knochen, beziehungsweise Zahnbeine anliegenden

Osteoblasten und Odontoblasten eben so gut zu den Epithelien ziehen, wie das Chordaepithel.

Ein Unterschied könnte nur darin gefunden werden, dass die Lager von Osteoblasten und Odontoblasten ohne scharfe Grenze gegen die benachbarten Gewebe sich verlieren, während die Chorda mit ihrem Epithele einen beiderseits zugespitzten Cylinder darstellt, welcher von der Chordascheide als einem allseitig geschlossenen Rohre umhüllt wird. Allein in diesem Unterschiede kann man wohl kaum einen principiellen Gegensatz in histogenetischer Beziehung sehen. Wohl aber wird der Umstand, dass die Chorda ein in sich vollkommen geschlossener Gewebekörper ist, für die Fragen der Bildung und des Wachsthums der Bindegewebsfasern in vieler Beziehung besonders günstig sein, falls die Thatsache sichergestellt werden kann, dass die Faserscheide aus leimgebenden Bündeln besteht, die vom Chordaepithele gebildet werden.

Vermöge dieser histogenetischen Gesichtspunkte fällt der Schwerpunkt dieser Untersuchungen auf die Faserscheide der Chorda. Es wurde aber auch die Chorda selbst nicht vernachlässigt; um so weniger als gewisse Strukturbilder der Faserscheide nur durch die besonderen mechanischen Eigenthümlichkeiten des Chordagewebes verständlich werden.

Die Abhandlung berücksichtigt wesentlich nur die Cyclostomen und Acipenser. Auf die Chorda des Amphioxus, der ich bereits eine ausführliche Abhandlung gewidmet habe, wurde, wegen des gänzlich abweichenden Baues, hier nicht weiter eingegangen. Doch möchte ich die Gelegenheit ergreifen, auf ein litterarisches Übersehen kurz hinzuweisen, auf welches mich F. v. LEYDIG aufmerksam zu machen die Güte hatte. LEYDIG hat bereits im Jahre 1857 die seitdem von keinem Autor gesehenen und erst wieder von mir unterschiedenen zweierlei Lamellen in der Chorda des Amphioxus, die homogenen und die streifigen, in seinem Lehrbuche der Histologie beschrieben.

II. Die Chorda und der Chordastrang.

Die Chorda der Petromyzonten, von Myxine und Acipenser besteht durch und durch aus einer zelligen Masse; größere Hohlräume, wie sie in der Chorda der Knochenfische in mannigfaltigen Formen auftreten, fehlen hier vollständig an frischen und gut konservirten Objekten. An in Alkohol gehärteten Präparaten kann man freilich nicht selten mehr oder weniger central liegende, röhrenförmige

Räume entdecken, welche aber zweifellos künstlich, durch ungleiche Schrumpfung der wasserreichen Zellen, entstanden sind. Der Rumpf- und Schwanztheil der Chorda besitzt bei allen genannten Thieren eine cylindrische, im Querschnitte kreisrunde Form; abgeplattete oder gar unter dem Rückenmarke rinnenförmig eingezogene Chordaformen (WILH. MÜLLER) sind durch ungenügende Konservirung hervorgerufen. Es ist überhaupt schwierig die Chorda in ihrer natürlichen Form durch Fixirungsflüssigkeiten zu erhalten; in der Mehrzahl der Fälle geht die natürliche Spannung, für welche der große Flüssigkeitsreichthum der lebenden Chorda wesentlich ist, verloren, und es entstehen dann, trotz im Übrigen vortrefflicher Konservirung der Gewebe, die mannigfaltigsten Deformirungen und Faltenbildungen an der Chorda, die besonders bei jungen Exemplaren von Ammocoetes, an welchen die Chordascheiden noch dünn sind, fast nicht zu vermeiden sind. Relativ am besten bewährt sich noch Osmiumsäure oder das Gemisch von Osmiumsäure und Kaliumbichromat, wie es für die schnelle GOLGI'sche Färbung verwendet wird. Ein Querschnitt von einer in dieser Weise fixirten Chorda ist in Fig. 7 abgebildet; er erscheint eben so kreisrund wie der Querschnitt des frischen Objektes.

Was nun den histologischen Bau der Chorda anbelangt, so lässt sich, wie seit LEYDIG's und GEGENBAUR's Untersuchungen bekannt ist, als äußerste Schicht, welche die blasigen Zellen der Chordagallerte umhüllt, ein Lager kleiner protoplasmatischer Zellen als Chordaepithel unterscheiden. Die Zellen der Chordagallerte haben sehr bedeutende Dimensionen, bis zu 150 μ und mehr im Durchmesser. Sie erscheinen im Allgemeinen radiär verlängert; nur in der Mitte der Gallerte finden sich in der Richtung der Achse der Chorda gestreckte Zellen, welche den sogenannten Chordastrang darstellen. Der Chordastrang ist bei Ammocoetes, Petromyzon und Myxine ein rundliches Gebilde, das sich am Querschnitte eines frischen Objektes für das freie Auge als eine deutliche Einziehung in der Mitte der sich im Übrigen vorwölbenden Chordagallerte darstellt. Der Chordastrang liegt nicht immer genau central, häufig sah ich ihn bei Ammocoetes etwas nach der Ventralseite verschoben, niemals aber, wie dies W. MÜLLER an Alkoholmaterial fand, gegen die Dorsalseite. Die Thatsache, dass der Chordastrang am Querschnitte des frischen Objektes sich als eine nabelartige Einziehung der Chordagallerte darstellt, beweist, dass derselbe sich gegenüber der Chordagallerte in negativer Spannung befindet. Diese Thatsache lässt sich noch auf andere Weise feststellen. Isolirt man aus einem 1 bis 2 cm langen Rumpfstücke durch Pressen mit den Fingern, was am ganz frischen Objekte zwar nicht, leicht aber bei Thieren gelingt, die seit einigen Tagen abgestorben sind, so kann man einen solchen Chordacylinder der Länge nach zerfasern. Nimmt man das Zerfasern so vor, dass Sektoren isolirt werden, welche an ihrer inneren schmalen Kante einen Theil des Chordastranges enthalten, so sieht man einen solchen Sektor sich, entsprechend dem Chordastrange, konkav krümmen, während die äußere, dem Chordaepithele entsprechende Seite eine stark konvexe Biegung annimmt. In Fig. 35 (Taf. XXVI) ist ein derartiges Präparat von Acipenser abgebildet, das sich aus später zu besprechenden Gründen leichter herstellen lässt, als ein analoges von Petromyzon oder Myxine, im Übrigen aber wesentlich dasselbe Verhalten zeigt, wie ein Cylindersektor der Chorda der letztgenannten Thiere.

Wie schon Kölliker vermuthete, besteht der Chordastrang aus axial stark verlängerten Zellen. Sie stellen jedoch im Gegensatze zu den Faserzellen im Chordastrange des Hechtes und anderer Knochenfische nicht solide Gebilde dar, sondern Zellen mit Hohlräumen, welche allerdings im Vergleiche mit jenen der Chordagallerte eng und von relativ dicken Membranen umgeben sind. Die Zellen des Chordastranges lassen sich als Bündel isoliren, welche bei schwacher Vergrößerung wie Faserzüge sich darstellen. Sie gehen ohne scharfe Grenze in die blasigen Zellen der Gallerte über. In sehr deutlicher Weise tritt der Chordastrang an frischen, dicken Längsschnitten zu Tage, welche mit dem polarisirenden Mikroskope untersucht werden. Entsprechend der verschiedenen mechanischen Spannung, in welcher sich Chordastrang und Chordagallerte befinden, erscheint der erstere über der Gipsplatte Roth I. O. untersucht von optisch positiver, die letztere von optisch negativer Wirkung in Bezug auf die Längsachse der Chorda. Die Doppelbrechung rührt von den Membranen der Chordazellen her. An nicht zu dicken Chordastücken lässt sich die entgegengesetzte optische Wirkung von Chordastrang und Gallerte ohne Weiteres am ganzen isolirten Chordacylinder sehen. Ein derartiges Präparat von Myxine ist in Fig. 5 auf der rechten Seite dargestellt. Der Chordastrang erscheint an dem parallel zur ersten Mittellinie der Gipsplatte orientirten Chordacylinder als ein in steigender Farbe violett bis blau gefärbtes Achsengebilde, während die Chordagallerte in sinkender Farbe Orange bis Strohgelb sich darstellt. Querschnitte der frischen Chorda von

Ammocoetes, Petromyzon und Myxine zeigen ein sogenanntes positives Kreuz, ähnlich wie ein Stärkekorn. Der Querschnitt der Chorda von Myxine ist in Fig. 5 auf der linken Seite dargestellt. Die Quadranten des Kreises, deren Halbirungslinien parallel der ersten Mittellinie orientirt sind, erscheinen in steigender, die senkrecht dazu gestellten dagegen in sinkender Farbe, während der Querschnitt des Achsenstranges in der Farbe des Gipsgrundes erscheint, eben so wie die den Polarisationsebenen parallel gestellten Durchmesser der Gallerte.

Da sich das Querschnittsbild bei jeder Stellung des Schnittes im Wesentlichen gleich bleibt, so folgt zunächst aus dem stets neutralen Verhalten des Chordastranges, dass die optische Achse desselben der Chorda-Achse entspricht; ferner aus dem Verhalten der Längsansicht des Chordastranges (steigende Farbe bei Orientirung parallel zur ersten Mittellinie), dass der Chordastrang positiv einachsig doppeltbrechend ist. Dieses Resultat steht mit den mechanischen Spannungsverhältnissen, ferner mit der Thatsache, dass die Zellen axial stark verlängert sind, und endlich mit der Thatsache, dass man an den verdickten Membranen feine Längsstreifen sieht, in guter Übereinstimmung.

Was nun die Doppelbrechung der Gallerte betrifft, so ist die optische Achsenrichtung derselben nicht streng festzustellen. Im Ganzen sind die optischen Erscheinungen ganz ähnliche, wie man sie am Marke einer markhaltigen Nervenfaser beobachtet: Negative Wirkung in Bezug auf die Längsachse, positives Kreuz am Querschnitte. Während sich aber bei der Nervenfaser scharf feststellen lässt, dass die optischen Achsen radial zur Nervenfaser orientirt sind, weil der Achsencylinder selbst nicht doppeltbrechend ist und die Mitte der Nervenfaser in der Längsansicht optisch neutral wirkt, ist dies bei der Chorda nicht der Fall. Die Mitte der Chorda wirkt positiv und es lässt sich daher nicht sicher erkennen, ob die Gallerte an sich in dieser Ansicht neutral wirkt. Es ist dies indessen sehr wahrscheinlich, da Längsschnitte, welche den Chordastrang nicht enthalten, in der Mitte fast neutral wirken. In der Hauptsache ist jedenfalls die Wirkung so, dass sie durch die Annahme erklärt werden kann, die Gallerte sei, wie das Mark einer Nervenfaser, optisch positiv einachsig doppeltbrechend mit radiär zur Cylinderachse orientirten optischen Achsen. Indessen ist diese optische Wirkung offenbar nur eine resultirende Gesammtwirkung der doppeltbrechenden Membranen der Chordazellen. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man, dass die Durchschnitte der Membranen ganz ähnlich polarisirend wirken, wie die Cellulosemembranen von Pflanzenparenchymen; nämlich negativ in Bezug auf senkrecht zur Fläche der Membran orientirte Achsen. Man sieht daher die Durchschnitte der Membranen je nach ihrer Orientirung verschieden gefärbt und das Polarisationsbild entspricht eben dem Hauptzuge der Zellmembranen. Ob die einzelnen Zellmembranen wirklich optisch negativ einachsig mit senkrecht zur Oberfläche orientirter optischer Achse sind, lässt sich nicht mit Sicherheit konstatiren, da die Doppelbrechung der Chordagallerte viel zu schwach ist, als dass sie an einzelnen auf der Fläche liegenden Zellmembranen noch deutlich wahrgenommen werden könnte. Beiläufige Bestimmungen über die Abhängigkeit der Höhe der Interferenzfarbe von der Dicke des Präparates an der Chorda von Petromyzon marinus ergaben, dass das Maß der Doppelbrechung (Differenz der Brechungsquotienten für den ordentlichen und außerordentlichen Strahl) 30 bis 40mal kleiner ist als bei einer Sehne. Die optischen Erscheinungen lassen sich gleich gut durch die Annahme erklären, die Membranen der Chordazellen seien optisch negativ mit senkrecht zur Fläche orientirter optischer Achse, wie durch die Annahme, sie seien optisch positiv mit in der Fläche der Membranen verlaufenden optischen Achsen. Für die letztere Annahme glaubte ich mich früher aussprechen zu sollen, da die Membranen der Chordazellen, wie G. Retzius nachwies, bei Petromyzon und Myxine eine faserige Streifung zeigen und fibrilläre Differenzirung in der Regel (Bindegewebe, Muskeln, Chitinsehnen, Haare etc.) mit positiver Doppelbrechung der Fasern kombinirt ist. Es hat aber die Annahme, dass die Doppelbrechung der Membranen der Chordagallerte eine negative ist mit senkrecht zur Fläche orientirter optischer Achse, das für sich, dass auch die Membranen der Chordazellen von Acipenser, an welchen eine fibrilläre Struktur nicht zu erkennen ist, dieselben Erscheinungen der Doppelbrechung zeigen. Betrachtet man die Doppelbrechung der Membranen der Chordazellen als Folge von Spannungen, so erscheint die negative Doppelbrechung der Membranen der Gallerte und die positive der Zellen des Chordastranges ohne Weiteres verständlich, obwohl die Zellen des Chordastranges erst sekundär aus Zellen der Gallerte sich entwickeln. Noch beim 4 cm langen Ammocoetes ist von einem Chordastrange nichts zu bemerken; es erfüllen vielmehr große, blasige Zellen, welche keine besonders bevorzugten Durchmesser zeigen, die ganze Chorda. Erst bei 5 cm langen Thieren zeigen die centralen

Zellen eine Verlängerung und eine Verdickung der Membranen und damit die Anlagen eines Chordastranges.

Besondere Verhältnisse zeigt die Chorda von Acipenser in so fern, als statt des Chordastranges im Rumpftheile ein Chordaband vorhanden ist, das fast in der frontalen Ebene liegt, jedoch mit einer gegen die Bauchseite konkaven Krümmung. Erst in der Kopf- und Schwanzregion geht dieses Chordaband in einen rundlichen Strang über, wie er in der Chorda der Cyclostomen sich findet. Die Anwesenheit des Chordabandes bedingt am frischen Querschnitte der Rumpfchorda eine bogenförmige Einziehung, welche ihre Konvexität gegen das Rückenmark, ihre Konkavität gegen die Bauchseite kehrt und nach den Seiten zu sich allmählich verliert. Wie der Chordastrang der Cyclostomen besteht auch dieses Chordaband aus stark verlängerten dickwandigen Zellen, welche mechanisch negativ gegen die Gallerte gespannt sind und optisch positiv in Bezug auf die Längsachse wirken. Am Querschnitte erscheint die Chorda unter dem polarisirenden Mikroskope komplicirter als bei den Cyclostomen. Das Chordaband erscheint nicht neutral, sondern doppeltbrechend, und zwar in sinkender Farbe, wenn dasselbe mit seiner Fläche senkrecht zur ersten Mittellinie der Gipsplatte orientirt ist, wie dies in Fig. 4 dargestellt ist; dagegen in steigender Farbe, wenn die Fläche des Bandes der ersten Mittellinie parallel steht. Es giebt daher der Querschnitt der Acipenserchorda kein einfaches positives Kreuz, sondern ein komplicirtes Bild, während der Längsschnitt mit den Erscheinungen an der Cyclostomenchorda im Wesentlichen übereinstimmt. Die Züge der Zellen der Chordagallerte gehen vorzüglich von den Flächen des Chordabandes aus; erst gegen die Ränder des Chordabandes gehen sie fächerartig in die radiäre Richtung über. Dadurch wird eine Verzerrung des Polarisationsbildes hervorgerufen, indem die den Polarisationsebenen parallelen neutralen Streifen nicht mehr ein einfaches Kreuz bilden, sondern einen gebrochenen Verlauf zeigen, der je nach der Stellung des Präparates sich ändert.

Da das Chordaband sowohl im Frontal- und Sagittalschnitte als im Querschnitte doppeltbrechend erscheint, ist dasselbe optisch zweiachsig, und zwar im Sinne NÄGELI's und SCHWENDENER's so, dass die längste Elasticitätsachse in die Längsrichtung, die mittlere in die frontale, die kürzeste in die sagittale Richtung der Transversalebene fällt. Dies folgt aus der Thatsache, dass sowohl der frontale als der sagittale Längsschnittt optisch positiv in Bezug auf die Längsachse wirken und der Querschnitt eben so in Bezug auf die frontale

Richtung. Die Chordagallerte zeigt im Wesentlichen ein ähnliches Verhalten wie bei den Cyclostomen. Wegen des vorwiegend dorsoventralen Zuges der Zellen der Chordagallerte von der Fläche des Chordabandes aus, ist es begreiflicherweise ziemlich leicht Sektoren aus einem Chordacylinder abzuspalten, welche an ihrer Innenseite Theile des Chordabandes enthalten und die entgegengesetzte Spannung desselben gegenüber der Gallerte erkennen lassen, wie dies in Fig. 35 dargestellt ist.

Die Membranen der Chordazellen des Acipenser zeigen keine deutlich fibrilläre Struktur; nur an den Zellen des Chordabandes konnte ich durch Congofärbung eine Streifung wahrnehmen. Was nun die Bedeutung der doppeltbrechenden Membranen der Chordazellen anbelangt, so wurde in früherer Zeit, insbesondere von KÖLLIKER (21), die Ansicht vertreten, dass das Gallertgewebe der Chorda als eine Art Zellenknorpel, als ein Knorpel ohne Grundsubstanz zu betrachten sei. Seitdem jedoch G. RETZIUS und STENBERG in der Chordagallerte der Cyclostomen weder Chondrin noch Glutin auffinden konnten, hat die Zurechnung der Chorda zum Knorpelgewebe vom histochemischen Standpunkte keine Berechtigung. Als ein mikrochemischer Unterschied des Chordagewebes vom Hyalinknorpel wäre ferner noch anzuführen, dass Phenol, Eugenol, Salicylaldehyd etc., die Doppelbrechung des Hyalinknorpels, nach vorausgehender Entwässerung in Alkohol, in eine entgegengesetzte umwandeln, während dies bei der Chorda nicht der Fall ist.

Die Membranen der Chordazellen sind an ihrer Innenfläche von einem dünnen Belage von Körnerplasma ausgekleidet, das an einer Stelle den abgeplatteten Zellkern enthält; der größte Theil des Hohlraumes ist jedoch von einem flüssigen Inhalte, einer großen Vacuole erfüllt, welche keine geformten Bestandtheile enthält. An Präparaten, welche mit Osmiumsäure-Kaliumbichromat und dann mit Silbernitrat (sog. schnelle GOLGI-Färbung) behandelt sind, findet man nicht selten den Inhalt der Chordazellen bei Ammocoetes von einem feinkörnigen schwarzen Niederschlage erfüllt. Bei Petromyzon marinus fand ich nach längerer Härtung in starkem Alkohol die Hohlräume der Chordazellen oft auf weite Strecken von rundlichen, etwa 10 μ großen oder unregelmäßigen, homogenen, mäßig stark lichtbrechenden Körnern und Schollen erfüllt, welche sich in Wasser lösten. Die Vermuthung, dass diese Körner Glykogen sein könnten, bestätigte sich nicht, da dieselben in Jodtinktur sich nicht färbten, während die Wände der Chordazellen und das Chordaepithel sich tief bräunten.

Außer in Alkohol sind diese Körner auch in Äther unlöslich. Welcher Natur diese in Wasser löslichen, durch Alkohol entstehenden Niederschläge sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Nach Lwoff soll die Chordagallerte von Acipenser Luft enthalten und unter Wasser präparirt Gas entwickeln. Ich konnte diese Angaben nicht bestätigen.

Das Chordaepithel zeigt bei sehr kleinen Exemplaren von Ammocoetes (0,7 mm) eine Zusammensetzung aus ganz niedrigen flachen Zellen; noch bei 4—9 cm langen Thieren ist dasselbe aus Zellen zusammengesetzt, welche eher breiter als hoch sind (Fig. 8 und 9). Erst bei großen Thieren zeigt das Chordaepithel eine deutliche Cylinderform, wie aus Fig. 21 von einem etwa 40 cm langen Petromyzon marinus ersichtlich ist. Das Chordaepithel haftet beim lebenden Thiere und kurze Zeit nach dem Tode der inneren Fläche der Chordascheide sehr fest an und kann nur gewaltsam von der letzteren losgelöst werden. Längere Zeit nach dem Tode oder nach Maceration löst sich aber die Chorda mit großer Leichtigkeit ab und kann aus ihrer Scheide auf ziemlich lange Strecken im Zusammenhange ausgepresst werden. Diese Thatsachen sind von Wichtigkeit, weil Lwoff aus der leichten Isolirbarkeit der Chorda einen Beweis schöpfte, dass die Chorda mit der Bildung der Scheide nichts zu thun habe, wobei er jedoch übersah, dass die leichte Isolirbarkeit für das ganz frische Objekt nicht zutrifft. Ich kann dies allerdings zunächst nur für Ammocoetes behaupten, da ich die anderen Thiere nicht im lebenden Zustande, sondern erst geraume Zeit nach dem Tode untersuchen konnte.

Der Körper der Epithelzellen erscheint feinkörnig, bei größeren Exemplaren von Ammocoetes häufig von Fetttröpfchen durchsetzt (Fig. 9). Im frischen Zustande erscheinen diese Fetttröpfchen von gelber bis orangerother Farbe. Gegen die Gallerte grenzt sich das Chordaepithel unregelmäßig ab, indem die Epithelzellen zwickelartig zwischen die vacuolisirten Zellen hineinragen. Bei Petromyzon marinus, weniger deutlich bei größeren Exemplaren von Ammocoetes, erscheint die der Chordascheide zugewandte Seite der Epithelzellen fein gestrichelt, wodurch eine Art cuticularer Saum an der Oberfläche des Chordaepithels zu Stande kommt. Eine auffällige Erscheinung, welche ich an Gefrierschnitten von der Chorda eines 38 cm langen Petromyzon marinus wahrnahm, ist die Doppelbrechung des Chordaepithels, welche als eine positive in Bezug auf die Längsachse der Zelle erscheint. Da zwischen den Epithelzellen keine

Membranen, wie an den eigentlichen Chordazellen zu sehen sind, so ist hier der Körper der Zellen selbst positiv doppeltbrechend.

Ähnlich wie bei Petromyzon marinus verhält sich das Chordaepithel von Acipenser; auch hier fand sich an den cylindrischen Zellen eine Art Cuticularsaum.

III. Methode der Isolirung, Bau und chemische Beschaffenheit der Chordascheide im Allgemeinen.

Die Chordascheide der Cyclostomen und des Acipenser besteht aus zwei histologisch wesentlich verschiedenen Hüllen: Der dicken Faserscheide (Fig. 7 *F*), welche aus zellenlosem, leimgebendem, fibrösem Gewebe besteht und der äußeren elastischen Haut, Elastica externa (Fig. 7 *E*). Eine innere elastische Haut (Elastica interna), wie sie in Form von eng- oder weitmaschigen elastischen Fasernetzen bei vielen Knochenfischen und Plagiostomen dem Chordaepithele anliegend gefunden wird, lässt sich dagegen nicht nachweisen. Nur bei Petromyzon marinus finden sich in den innersten Schichten der Faserhaut eigenthümliche kurze, elastische Fasern, die aber nicht netzartig verbunden sind (Fig. 21).

Um den Bau der Chordascheiden zu erkennen, genügen die in neuerer Zeit so bevorzugten Schnittpräparate nicht, man muss vielmehr zu den alten Isolationsmethoden greifen, wie sie schon von J. F. Meckel, Joh. Müller, Rathke etc. angewendet wurden. Die Isolation der Chordascheide am frischen Objekte macht einige Schwierigkeit wegen des festen Zusammenhanges der Elastica externa mit dem angrenzenden skelettbildenden Gewebe, beziehungsweise mit knorpeligen Skelettstücken. Indessen kommt man zum Ziele, wenn man ein etwa 2—3 cm langes Stück der Rumpfchorda mit der anhängenden Muskulatur ausschneidet, hierauf die Chorda aufschlitzt und die der Chordascheide anliegenden Gewebe durch Schaben entfernt. Hierbei muss man, um später die Orientirung über vorn und hinten und rechts und links nicht zu verlieren, den vorderen Schnittrand markiren, was ich in der Regel durch Betupfen desselben mit einer koncentrirten Dahlialösung erreichte, und das Aufschlitzen an einer vorher bestimmten Stelle, am besten auf der rechten oder linken Seite des Thieres, vornehmen. Man schabt nun mit Hilfe eines nicht sehr scharfen bauchigen Skalpells die der Elastica fest anhaftende Muskulatur etc. ab, indem man die mit ihrer inneren Seite, nach Entfernung der Chorda, auf eine Glasplatte gelegte Chordascheide mit einem stumpfen Instrumente — ich benutzte meistens eine Irispincette — mit der linken Hand festhält. Man beginnt von einem seitlichen Schnittrande und schabt hauptsächlich in querer Richtung, da stärkeres Schaben in der Längsrichtung leicht zu Zerreißungen führt. Das Loslösen der anhängenden Gewebe gelingt niemals in einem Zuge; man muss vielmehr das Präparat oft hin- und herwenden und von den verschiedensten Stellen aus bearbeiten. Es gelingt niemals die ganze Elastica externa zu erhalten, dieselbe wird beim Abschaben der anhängenden Gewebe, namentlich an den Seitentheilen, mitgenommen; nur in der dorsalen und ventralen Mittellinie und in zwei Linien, welche den später zu besprechenden Seitennähten entsprechen, haftet die Elastica externa so fest an der Faserscheide, dass sie in Form von größeren oder kleineren Stücken auf derselben sitzen bleibt. Hat man auf diese Weise ein Stück Chordascheide isolirt, so erscheint dasselbe in der Regel stark verzerrt; unter allen Umständen fällt aber auf, dass die Chordascheide sich um das Zwei- bis Vierfache verlängert hat, während gleichzeitig eine merkliche Verkürzung in der Querrichtung sich einstellte. Sucht man durch Ziehen in der Querrichtung mit den Händen und durch Streichen mit befeuchteten Pinseln die Verzerrung und Verlängerung auszugleichen, so gelingt dies wohl theilweise; es bleibt aber immer eine, im Vergleiche zur ursprünglichen Länge vor der Präparation, unausgleichbare Verlängerung bestehen. Viel leichter gelingt die geschilderte Isolirung der Chordascheiden, jedoch ebenfalls nur unter theilweiser Erhaltung der Elastica, nach mehrtägiger Maceration in Wasser. Derartige Präparate von Petromyzon marinus sind in Fig. 26 und 27 dargestellt. Fig. 27 *a* zeigt ein Präparat, wie es unmittelbar nach der Isolation sich darstellte, während Fig. 27 *b* dasselbe Präparat nach möglichster Ausgleichung der bei der Präparation eingetretenen Verlängerung wiedergiebt.

Die starke Verlängerung, welche die Chordascheide bei der Isolation erfährt, ist schon J. F. Meckel bei Acipenser aufgefallen. Da die Verlängerung und Querkontraktion der isolirten Stücke der Chordascheide nicht ausgleichbar ist, so beweist sie, dass die Chordascheiden gegenüber den umgebenden Geweben in einer starken positiven Spannung in der Längsrichtung sich befinden, dagegen in einer negativen Spannung in den quertangentialen Richtungen. Legt man frisch isolirte Stücke der Chordascheide, an welchen noch Reste der Elastica externa haften, in Wasser oder physiologische Kochsalzlösung, so rollen sie sich nach außen in der Längsrichtung um, was auf eine negative Spannung der Elastica in der Längsrichtung hinweist. Nach völliger Entfernung der Elastica, welche sich durch längere Maceration erreichen lässt, rollt sich die isolirte Faserscheide nicht mehr merklich nach außen. Lässt man die Thiere wochenlang in Wasser maceriren, so wird endlich das elastische Gewebe vollständig zerstört, während das fibröse Gewebe der Faserscheide kaum angegriffen wird. Es lässt sich dann die ganze Chorda mitsammt der Faserscheide aus dem Thiere mit einer Pincette herausziehen, wobei sie ungefähr viermal so lang als das Thier wird. Der Versuch gelingt sehr gut bei Ammocoetes; nicht so gut bei Myxine, bei welcher auch nach langer Maceration die Chordascheide im Schädel- und Schwanztheile von der knorpeligen Umhüllung sich schwer löslöst. Unter dem von mir untersuchten Materiale befanden sich auch eine Anzahl von Exemplaren von Petromyzon fluviatilis und von Ammocoetes, welche jahrelang in verdünntem Alkohol gelegen hatten. Bei diesen Thieren war die Elastica externa ebenfalls zerstört und in eine körnige, weiche Masse zerfallen. Die Chordafaserscheide war aber gut erhalten und ließ sich, wie nach Maceration von Thieren in Wasser leicht isoliren. Sie war aber hart und steif geworden und verlängerte sich nicht bei der Isolation. Dieses Alkoholmaterial war daher von besonderem Werthe um den natürlichen Verlauf der Fasern der Chordascheide, welcher bei der Verlängerung der Chordascheide eine bedeutende Verschiebung erleidet, festzustellen. Altes Alkoholmaterial stand mir auch, neben frischen Objekten, von Petromyzon marinus und Myxine zur Verfügung.

Die Faserscheide der Chorda besteht, wie bereits Joh. Müller annahm und wie später insbesondere Pérépelkine, A. Schneider und Lwoff vertheidigten aus leimgebenden Faserzügen. Dieselben haben ganz das Aussehen von typischen Bindegewebsbündeln und einen Querdurchmesser, der ungefähr zwischen 3—10 μ schwankt. Die Bündel lassen sich in feinste Fibrillen zerfasern und zeigen alle Eigenschaften leimgebenden Gewebes. Sie sind positiv einachsig doppelbrechend und zwar in demselben Maße, wie Sehnenbündel; die Doppelbrechung erfährt, wie bei letzteren, eine Umkehrung durch Phenol, Eugenol (schweres Nelkenöl) etc. (4). Die Bündel quellen in Essigsäure und in Alkalien und verkürzen sich beim Kochen in Wasser und werden endlich in Leim umgewandelt. Gegenüber dem Sehnengewebe ist auffallend, dass Stücke der Faserscheide in kaltem Wasser nicht unbedeutend quellen; doch beruht diese Quellung, welche besonders an der dicken Faserscheide eines 51 cm langen Acipenser sehr merklich war, vielleicht nur auf einem größeren

Schleimgehalte der Kittsubstanz ebenso, wie die etwas abweichenden Färbungsresultate an Schnittpräparaten, von welchen insbesondere stärkere Färbbarkeit in Hämalaun, Delafield's Hämatoxylin und in Orcein im Vergleiche zu anderem fibrillären Bindegewebe erwähnt sein mag. G. Retzius giebt an, die Faserscheide löse sich, zum Unterschiede von Collagen, in neutraler und schwach alkalischer Trypsinlösung. Um durch solche Erfahrungen möglichen Zweifeln über die chemische Beschaffenheit der Fasern zu begegnen, wurde mit den Faserscheiden von Ammocoetes, von Petromyzon marinus und von Acipenser der Versuch gemacht, ob aus denselben Glutin gewonnen werden kann. Der Versuch gab jedes Mal ein positives Resultat. Er wurde in folgender Weise angestellt: Stücke der Chordascheide wurden frisch isolirt und dabei mikroskopisch kontrollirt, dass außer Resten der Elastica externa keine anderen Gewebereste derselben mehr anhafteten, mit Wasser gut durchgeknetet und wiederholt mit Filtrirpapier abgepresst, bis das Waschwasser keine Spur einer Eiweiß- oder Schleimreaktion gab. Hierauf wurden die Stücke mit wenig Wasser in ein Glasrohr eingeschmolzen und durch zwei bis drei Stunden auf 120° erhitzt. Hierbei trat jedes Mal Lösung des Gewebes bis auf spärliche Reste ein, welche sich bei nachträglicher mikroskopischer Untersuchung als aus Stücken der Elastica externa, aus elastischen Fasern und aus dem Filtrirpapiere entstammenden Pflanzenfasern zusammengesetzt erwiesen. Die Lösung erschien schwach trüb und erstarrte bei ca. 10—12° C. zu einer festen Gallerte, welche einen auffallend tiefen Schmelzpunkt zeigte, der für Ammocoetes und Petromyzon bei etwa 20°, für Acipenser bei 24° gefunden wurde, während eine Leimgallerte aus französischer Gelatine von anscheinend derselben Festigkeit erst bei 31—32° zu schmelzen begann.

Chemische Reaktionen mit den wässrigen Lösungen dieser Gallerten wurden nur an Petromyzon und Acipenser vorgenommen, da die von der dünnen Faserscheide des Ammocoetes gewonnene Leimmenge eine sehr geringe war. Die Lösungen reagirten neutral und wurden nicht gefällt durch Salpetersäure, Essigsäure, Alaun, Bleizucker, Eisenchlorid, durch Kochen mit Chlornatrium oder Natriumsulfat im Überschuss und Essigsäure; dagegen gefällt mit Gerbsäure, Quecksilberchlorid und mit Alkohol. Bei Zusatz von Ferrocyankalium, nach vorherigem Ansäuern mit Essigsäure, erfolgte erst eine Trübung, die sich im Überschusse des Reagens löste. Beim Kochen mit Millon's Reagens trat eine rosarothe Färbung auf. Es sind dies die Reaktionen einer reinen Glutinlösung und es erscheinen Eiweiß, Chondromucoid, Chondroitsäure und Mucin ausgeschlossen. Die positiven Reaktionen mit Ferrocyankalium und mit MILLON's Reagens, welche gewöhnlich als Eiweißreaktionen gelten, können neben den anderen negativen Eiweißproben nicht in Betracht kommen, da auch ganz reine Glutinlösungen diese Reaktionen geben. Es bestehen also die in kaltem Wasser unlöslichen Bündel der Faserscheide sicher aus leimgebendem Gewebe.

Zwischen den Faserbündeln finden sich, abgesehen von elastischen Fasern bei Myxine und Petromyzon marinus, von welchen später die Rede sein soll, keine Formelemente. Die Faserbündel sind durch Spalten, welche sich bei längerer Maceration mit Mikroorganismen anfüllen, theilweise von einander gesondert; zellige Elemente fehlen aber vollständig. Es wurde diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit zugewendet, da einige Autoren, wie PÉRÉPELKINE, LWOFF, C. VOGT und BUJOR das Vorkommen von Zellkernen in der Faserscheide behauptet haben. Weder an frischen Präparaten, welche mit Essigsäure und verschiedenen Kernfärbemitteln untersucht wurden, noch an Schnittserien von Ammocoetes, welche in Pikrinsublimat fixirt und mit Hämatoxylin oder Hämalaun und Eosin sehr distinkt gefärbt waren, konnte weder bei kleinen noch bei großen Thieren jemals ein Zellkern in der Chordascheide entdeckt werden. Diese Angabe erleidet nur eine Einschränkung durch einen abnormen Befund, welchen Prof. J. SCHAFFER an der Schädelchorda eines in Metamorphose begriffenen Petromyzon machte, nämlich das Vorkommen einer Gruppe von Knorpelzellen unter der Elastica externa, in der äußersten Schicht der Faserscheide. So interessant dieser Fund, namentlich mit Rücksicht auf die Frage der Entstehung der zelligen Chordascheide der Selachier ist, so illustrirt gerade dieser Ausnahmsfall die typische Zellenlosigkeit der Faserscheide der Cyclostomen.

IV. Die Chordascheide von Myxine glutinosa.

Was nun die Anordnung der Faserbündel anbelangt, so zeigen Myxine, die Petromyzonten und Acipenser gewisse übereinstimmende Verhältnisse, im Einzelnen jedoch nicht unbedeutende Verschiedenheiten. Die einfachsten Zustände zeigt Myxine. Wie bereits G. RETZIUS nachgewiesen hat, lassen sich an der Faserscheide von Myxine drei Schichten unterscheiden, die man als äußere, mittlere und innere bezeichnen kann. An senkrechten Durchschnitten sind die drei Schichten scharf gesondert (Fig. 29`, mit Ausnahme einer dorsalen und einer ventralen Linie, welche der medianen Sagittalebene (Symmetrieebene) des Thieres entsprechen und mit Ausnahme von zwei seitlichen, symmetrisch in einer Frontalebene des Thieres gelegenen Linien. Die Unterscheidbarkeit der drei Schichten beruht auf einem gekreuzten Verlauf der Fasern; ihre Nichtunterscheidbarkeit an Durchschnitten in den genannten vier Linien darauf, dass in denselben die Fasern sämmtlicher Schichten in einer reinen Transversalebene verlaufen. Von den drei Schichten ist die innere stets die dünnste, während die äußere und mittlere nahezu gleich dick erscheinen. An Schnitten von in Alkohol erhärteten Thieren, welche möglichst genau senkrecht zur Oberfläche des Chordarohres geführt waren, ergab sich die mittlere Schicht als die dickste, ungefähr so dick, als die äußere und innere zusammengenommen. Doch sind verlässliche Dickenbestimmungen wegen der nicht unbedeutenden und keineswegs gleichmäßigen Schrumpfung in Alkohol kaum auszuführen; leider habe ich versäumt, von dem mir durch die Güte Prof. Retzius' frisch zugekommenen Materiale einen Theil in Formalin zu härten, das sich zur Fixirung fibrillären Bindegewebes ohne Schrumpfung weit besser eignet, als Alkohol. An Längsschnitten von Alkoholpräparaten maß ich die innere Schicht mit 12 μ, die mittlere mit 36 μ, die äußere mit 23 μ, während G. Retzius die entsprechenden Maße mit 12 μ, 27 μ und 27 μ angiebt.

Um den Faserverlauf zu ermitteln eignen sich Durchschnitte nur wenig. Man kann im Allgemeinen erkennen, dass an Querschnitten die Faserbündel koncentrisch um die Chorda verlaufen, während man an radiären Längsschnitten durch Spalten getrennte Durchschnitte von Bündeln wahrnimmt (Fig. 29). Dagegen gewinnt man einen guten Einblick in den Faserverlauf an den nach der früher besprochenen Methode hergestellten Isolationspräparaten. Ein derartiges Präparat von einem 30 cm langen Thiere, 9 cm vom Rostrum entnommen und von der Innenseite dargestellt, giebt Fig. 32 wieder. Man sieht vier helle, der Chordaachse parallel verlaufende Streifen, welche sich wie eine Art Nahtlinien ausnehmen und daher auch als solche bezeichnet werden mögen. Es sind dies die Linien, in welchen alle Fasern einen transversalen Verlauf zeigen; die beiden der Medianebene des Thieres entsprechenden Linien mögen als Hauptnähte und speciell als dorsale Nahtlinie (*d*), welche unter dem Rückenmark ihre Lage hat und als ventrale (*v*), welche über der Aorta liegt, bezeichnet werden. Als rechte und linke Seitennaht (*r* und *l*) sollen die zwischen den medianen Nähten gelegenen Streifen bezeichnet werden. Sie liegen bei Myxine der Dorsalnaht näher als der ventralen. Den Verlauf der Fasern kann man schon bei 6 bis 10maliger Lupen-Vergrößerung annähernd erkennen, insbesondere treten die Nahtlinien gerade bei schwacher Vergrößerung viel schärfer hervor, als bei der eigentlichen mikroskopischen Untersuchung. Doch kann man selbstverständlich den Verlauf der Fibrillen erst bei starker Vergrößerung mit Sicherheit verfolgen. Die Faserscheide ist bei Untersuchung in Wasser durchsichtig genug, um bei einer 300—400maligen Vergrößerung die einzelnen Faserbündel unterscheiden zu lassen. Mit Hilfe dieser Untersuchung erkennt man nun, dass in der innersten Schicht alle Faserbündel zwei komplete, in sich zurücklaufende Wellenbiegungen zeigen, deren Thäler — bei vertikal mit dem Kopfe nach oben gedachtem Thiere — in die Hauptnähte, deren Berge aber in die Seitennähte fallen. Dreht man nun die Mikrometerschraube nach abwärts, so bekommt man die zweite, mittlere Schicht zu sehen und überzeugt sich, dass dieselbe aus Faserbündeln besteht, welche entgegengesetzte Wellenbiegungen, wie jene der inneren Schicht beschreiben; nämlich derart, dass die Wellenthäler in die Seitennähte, die Wellenberge aber in die Hauptnähte fallen. Den Faserverlauf der äußeren Schicht verfolgt man sicherer, als bei Betrachtung des Präparates von der Innenseite, nach Umdrehung desselben mit der Außenseite nach oben und überzeugt sich, dass in dieser äußeren Schicht die Fasern wieder dieselben Wellenbiegungen zeigen, wie in der inneren Schicht, somit die Wellenthäler in den Hauptnähten, die Wellenberge in den Seitennähten. Die Verfolgung der Hauptwellenzüge erfordert große Aufmerksamkeit, da außer den geschilderten Hauptwellen, die Faserbündel, wie in jedem fibrillären Bindegewebe, das nicht straff gespannt ist, vielfache wellige Biegungen zeigen. Ein Stück eines Flächenpräparates einer Faserscheide von Ammocoetes, die sich in dieser Beziehung gleich verhält, wie jene von Myxine, ist in Fig. 13 bei 250maliger Vergrößerung dargestellt. Sehr häufig fallen diese kleinen Wellenbiegungen der Bindegewebsbündel an einer ganzen Reihe von Bündeln genau über einander und stellen dann Streifen dar, welche zur Verlaufsrichtung der Fasern senkrecht oder schräg stehen und den täuschenden Eindruck von selbständigen Fasern besonderer Art machen können; besonders wenn das Präparat nicht in Wasser, sondern in einer aufhellenden Flüssigkeit, in welcher die Fibrillen undeutlich werden, untersucht wird.

Sind die Wellenbiegungen im Bereiche dieser Linien sehr kurz so stellen sie förmliche Knickungen der Bindegewebsfasern dar, und die durch sie hervorgerufenen Streifen können, namentlich an etwas steif gewordenen Alkoholpräparaten als Züge von Fasern erscheinen, wie dies aus Fig. 22 und 28 ersichtlich wird. Da diese Linien oder Pseudofasern durch Knickung und Stauchung der Bindegewebsbündel entstehen, mögen sie als Stauchungslinien bezeichnet werden. Die Stauchungslinien sind auch an Querschnitten oft in großer Menge sichtbar und an solchen wohl wesentlich durch das Bestreben der Elastica externa sich zusammenzuziehen, bedingt. Derartige Stauchungslinien sind in Fig. 19 *F* von Petromyzon dargestellt. Es sind dies Trugbilder, welche schon PÉRÉPELKINE und LWOFF als solche erkannten, von anderen Autoren aber als selbständige Radiär- und Schrägfasern beschrieben wurden. Bei Myxine kommen nur parallel der Oberfläche der Chordascheide verlaufende Bindegewebsbündel vor. Außer den genannten Stauchungslinien können aber auch Schrägschnitte zur Annahme von schief zur Oberfläche verlaufenden Fasern verführen und die Spalten zwischen den Bündeln können an radialen Längsschnitten Radiärfasern oder auch Porenkanäle vortäuschen. Was das Zusammenfließen der drei Schichten der Faserscheide in den Nähten anbelangt, so war ich lange im Zweifel, ob in denselben nicht etwa die Fasern der einen Schicht in die der anderen übergehen. Es erscheinen nämlich die Fasern der inneren und äußeren Schichten in den Nähten, wie die geraden Fortsetzungen der mittleren Schicht und umgekehrt, und es schien möglich, dass in den Nähten eine wirkliche Durchflechtung, eine Dekussation der Fasern auf einander folgender Schichten stattfinde. Die glatte Isolirung der auf einander folgenden Schichten gelingt wegen ihres festen Zusammenhanges nur schwer und stets nur auf kurze Strecken. Immerhin ist es mir bei Myxine geglückt, die äußere von der mittleren Schicht streckenweise in den Nähten mit Hilfe von Pincetten von einander glatt abzuziehen. Dieser Versuch ist eine Sicherung des Eindruckes, den man bei aufmerksamer mikroskopischer Untersuchung günstiger Präparate stets bekommt, nämlich, dass die Fasern einer Schicht in den Nähten eine Wellenbiegung beschreiben, und nicht in die nächstfolgende Schicht sich einsenken. Was nun die Kreuzungswinkel der Fasern der auf einander folgenden Schichten betrifft, so beträgt derselbe nach Messungen an einem Alkoholpräparate, welches bei der Isolirung der Faserscheide keine merkliche Verlängerung derselben aufwies, etwa 45—60°, beziehungsweise der damit supplementäre Biegungswinkel der Bündel an den Nähten 120—135°.

In der äußeren Schicht der Faserscheide, nicht aber in der mittleren und inneren finden sich bei Myxine zarte, netzartig angeordnete, mit Kalilauge am frischen Präparate nachweisbare Fasern, welche von der Elastica externa ihren Ursprung nehmen und zwischen die leimgebenden Bündel sich einsenkend, vorzüglich längs derselben verlaufen. Sie sind ziemlich spärlich. In Fig. 29 sind dieselben am Längsschnitte der Faserscheide, als schwarze Punkte und Striche in der äußeren Schicht bis an die mittlere heran sichtbar.

Die Faserscheide von Myxine zeigt in der Kopf- und Rumpfregion überall das geschilderte Verhalten; erst in der kurzen Schwanzregion, welche vom After weg gemessen nur etwa $^1/_8$ bis höchstens $^1/_7$ der Länge des ganzen Thieres beträgt, ändert sich das Bild. Am Übergange vom Rumpfe zum Schwanze fällt zunächst auf, dass die Seitennähte allmählich weniger scharf ausgesprochen erscheinen, während sie im Rumpfe eben so deutlich, wie die Hauptnähte sind. Es scheint dies daher zu rühren, dass die Umbiegungsstellen der Fasern der auf einander folgenden Schichten nicht mehr so genau über einander fallen, wie dies bei den Hauptnähten und im Rumpfe auch bei den Seitennähten der Fall ist. Außerdem flachen sich die Biegungen der inneren Schicht ab, wie aus Fig. 33 zu ersehen ist. Weiterhin wird die innere Schicht unter zunehmender Verdünnung rein cirkulärfaserig und verschwindet endlich ganz. Nahe der Schwanzspitze erscheint dann die Faserscheide der sich zuspitzenden Chorda nur mehr zweischichtig (Fig. 34), wobei die innere Schicht der Fortsetzung der mittleren der Rumpfregion entspricht und denselben Verlauf der Fasern zeigt, wie diese. Schließlich gegen das Ende der Chorda flachen sich die Wellenbiegungen der inneren Schicht ganz ab und bekommen eine fast cirkuläre Verlaufsrichtung. Eine besondere Besprechung verdienen noch die Bilder, welche die Faserscheide im polarisirten Lichte zeigt.

Über der Gipsplatte Roth I. O. untersucht, zeigt ein isolirtes Stück der Faserscheide eine ziemlich einheitlich steigende Farbe, wenn die Querrichtung des Präparates in diagonaler Stellung der ersten Mittellinie der Gipsplatte parallel steht, dagegen eine eben solche sinkende Farbe bei zur früheren senkrechter Orientirung. Wenn man aber das Präparat in orthogonale Stellung, das ist mit der Quer- und Längsrichtung, beziehungsweise den Nahtlinien den Polarisationsebenen parallel bringt (Fig. 6), dann sieht man abwechselnd entgegengesetzt gefärbte Streifen zu den Seiten der in der Farbe des Gipsgrundes erscheinenden Nahtlinien. Diese Erscheinungen sind durch den Verlauf der Fasern begreiflich. In diagonaler Stellung sind die Fasern in den Nahtlinien sämmtlich parallel oder senkrecht zur ersten Mittellinie orientirt und erscheinen daher in steigender oder sinkender Farbe. In orthogonaler Stellung sind die Fasern in den Nahtlinien sämmtlich einer der Polarisationsebenen parallel und müssen daher in der Farbe des Gipsgrundes erscheinen. Bei erster diagonaler Stellung, parallel der ersten Mittellinie der Gipsplatte, bilden ferner die Fasern zwischen den Nahtlinien mit der ersten Mittellinie sämmtlich Winkel, welche kleiner als 45° sind und erscheinen daher in additioneller Färbung, bei zweiter diagonaler Stellung (senkrecht zur ersten Mittellinie der Gipsplatte) bilden dagegen alle Fasern zwischen den Nahtlinien mit der ersten Mittellinie Winkel, welche größer als 45° sind und erscheinen daher in subtraktioneller Färbung.

In orthogonaler Stellung wird die Wirkung der Fasern zwischen den Nähten eine abwechselnd entgegengesetzte sein. Falls das Präparat mit seinem rostralen Schnittrande vom Beschauer weg und die erste Mittellinie der Gipsplatte von links hinten nach rechts vorn orientirt ist, wie in den Figuren der Taf. XXVI, so werden sämmtliche Fasern der äußeren und inneren Schicht rechts von den Hauptnähten kleinere, dagegen links von den Nähten größere Winkel als 45° mit der ersten Mittellinie bilden, und müssen daher, wenn sie für sich allein vorhanden wären, rechts von den Hauptnähten Streifen von steigender Farbe, dagegen links von den Hauptnähten Streifen von sinkender Färbung erzeugen, wie dies in Fig. 6 im oberen Theile des Gesichtsfeldes zu sehen ist. Gerade die entgegengesetzte Wirkung müsste aber die mittlere Schicht für sich allein bewirken. Denn die Fasern derselben bilden bei der angenommenen Stellung links von den Hauptnähten kleinere, dagegen rechts von den Hauptnähten größere Winkel als 45° mit der ersten Mittellinie, und es müsste ein Polarisationsbild entstehen, wie es in der unteren Hälfte des Gesichtsfeldes der Fig. 6 dargestellt ist. Man sollte nun erwarten, dass die entgegengesetzten Wirkungen der äußeren, beziehungsweise inneren Schicht gegenüber der mittleren, sich mehr oder weniger kompensiren werden, und dass nur eine sehr schwache Gesammtwirkung zu Gunsten der dickeren Schichten übrig bleibe. Dies ist nun in der That der Fall, wenn man die Präparate mit Glycerin, Bergamottöl oder ähnlichen Aufhellungsmitteln behandelt. Man sieht dann, mag man die äußere oder innere Fläche des Präparates dem Objektive des Mikroskopes zukehren, bei der beschriebenen Orientirung des Präparates links von den Hauptnähten sehr schwach steigende, rechts von denselben sehr schwach sinkende Farben, woraus der Schluss zu ziehen ist, dass die mittlere Schicht etwas dicker ist, als die äußere und innere zusammen. Eine sehr paradoxe Erscheinung, welche in Fig. 6 dargestellt ist, zeigt sich aber, wenn man ein frisches Präparat von Myxine in Wasser untersucht. Legt man das Präparat mit der inneren Fläche nach oben (obere Hälfte von Fig. 6), so sieht man eine sehr kräftige Wirkung im Sinne der äußeren und inneren Schicht; legt man dagegen dasselbe Präparat mit der äußeren Fläche nach oben (untere Hälfte der Fig. 6), so erhält man eine fast eben so kräftige Wirkung im Sinne der mittleren Schicht. Eine ganz befriedigende Erklärung dieser paradoxen Erscheinung ist schwer zu geben. Wesentlich ist dabei, dass die Untersuchung in Wasser vorgenommen wird. Schon geringe Aufhellung z. B. durch eine Lösung von Kaliumacetat genügt, um die kompensirende Wirkung aller Schichten sowohl bei der Ansicht von außen als von innen zur Geltung zu bringen. Dies führt zu der Annahme, dass bei der Untersuchung in Wasser die innere Schicht wegen ihrer geringen Dicke gar nicht zur Wirkung kommt, dass dagegen das vom Polarisator und der Gipsplatte kommende Licht nur von der zunächst liegenden dicken Schicht polarisirt wird, dann aber durch die Spalten zwischen den Bündeln der darüber liegenden dicken Schicht ohne weitere Veränderung hindurchdringt. Diese Vorstellung wird noch dadurch gestützt, dass man bei der Beobachtung des Präparates in der Stellung der Fig. 6 unten, in der That die Faserung der mittleren Schicht zu sehen glaubt, obwohl die entgegengesetzte der äußeren Schicht dem Beobachter zugekehrt ist.

Querschnitte der ganzen Faserscheide ergeben im polarisirenden Mikroskope, wie leicht verständlich ist, ein sogenanntes negatives Kreuz, indem diejenigen Quadranten, deren Halbirungslinien der ersten Mittellinie der Gipsplatte parallel stehen, in sinkender, die beiden anderen in steigender Farbe erscheinen. Da die Fasern sämmtlich der Oberfläche der Chorda parallel und zugleich zur Längsachse mindestens stark geneigt und in den Nähten zu derselben senkrecht stehen, verlaufen die langen Achsen der wirksamen Ellipsen im Sinne von NÄGELI und SCHWENDENER sämmtlich quer tangential zur Oberfläche der Chorda. Wechselnde Bilder erhält man an Längsschnitten der Chordascheide. Geht ein solcher Schnitt rein radial durch eine Naht, so erscheint derselbe unter dem polarisirenden Mikroskope bei jeder Stellung neutral, weil sämmtliche Fasern senkrecht zur optischen Achse durchschnitten sind. Alle anderen Längsschnitte zeigen aber ein verschiedenes Verhalten der drei Schichten, meistens in der Art, dass die äußere und innere über der Gipsplatte entgegengesetzt gefärbt erscheinen, wie die mittlere. An solchen Schnitten treten daher die drei Schichten der Faserscheide gewöhnlich sehr deutlich hervor. Fig. 3 giebt einen Sagittalschnitt von Petromyzon, der sich in dieser Beziehung ganz ähnlich, wie ein analoger Schnitt von Myxine verhält, und der so geführt ist, dass die Fasern der äußeren und inneren Schicht fast quer getroffen sind und daher nahezu neutral bei jeder Stellung erscheinen, während die schräg durchschnittenen Fasern der mittleren Schicht bei der gezeichneten Stellung die Farbe des Gesichtsfeldes erhöhen; in der dazu senkrechten Diagonalstellung aber erniedrigen.

Die etwa 3—4 μ dicke Elastica externa von Myxine besteht aus einer Membran ohne Löcher, welche eine Zusammensetzung aus dicht an einander liegenden fast spindelförmigen, nirgends eine Lücke lassenden, querlaufenden Fasern zeigt. Die Membran reißt in Folge dieses Baues leicht der Quere, schwerer der Länge nach. Die Querfaserung der Membran tritt nach Isolirung derselben durch Kochen in Essigsäure und nachträgliche Färbung mit Fuchsin sehr deutlich hervor (Fig. 30), kann aber auch an der frisch isolirten Membran als Streifung wahrgenommen werden (Fig. 31). Die Abwesenheit der Löcher in der Elastica externa von Myxine, welche ich mit Retzius gegen W. Müller behaupten muss, entspricht einem sehr ursprünglichen Zustande, da anfänglich auch bei Ammocoetes die Elastica externa eine völlig lückenlose Membran darstellt, die erst in einem verhältnismäßig späten Entwicklungsstadium gefenstert wird.

Die bereits erwähnten, spärlichen, elastischen Fäserchen in der Faserscheide von Myxine stehen mit der Innenfläche der Elastica externa in Zusammenhang.

V. Die Chordascheide von Ammocoetes und Petromyzon.

Wesentlich verwickeltere Verhältnisse als bei Myxine zeigt die Chordascheide bei Ammocoetes und Petromyzon. Zwar sind auch hier die drei Hauptschichten der Faserscheide mit derselben Verlaufsrichtung der Fasern vorhanden, aber die Seitennähte sind in der Kopf- und Rumpfregion nicht so deutlich, wie bei Myxine, was man aus dem Vergleiche von Fig. 25, welche ein Stück Chordascheide der Rumpfregion von Petromyzon marinus darstellt, mit Fig. 32 von Myxine entnehmen kann. Diese geringere Deutlichkeit der Seitennähte beruht wiederum, wie bei der Faserscheide der Schwanzchorda von Myxine, auf dem nicht genauen Übereinanderfallen der Faserbiegungen in den Seitennähten. Schon in dem stark verengten Theile der Schädelchorda, der sich an der durch Maceration isolirten Chorda bei Ammocoetes ziemlich scharf durch eine Einschnürung kenntlich macht (Fig. 12), zeigt die Faserscheide drei Schichten, die aber stellenweise, wegen des eigenthümlichen Verhaltens der Seitennähte in zwei zusammenzufließen scheinen. In Fig. 15 ist die Faserscheide eines Ammocoetes aus der Kiemenregion der Chorda dargestellt. Die Seitennähte für die äußere und mittlere Schicht (*l* u. *r* oben) fallen sehr nahe an die Ventralnaht; die Seitennähte der inneren Schicht dagegen nahe an die Dorsalnaht (*l* u. *r* unten). Dadurch wird bedingt, dass in der Strecke der Faserscheide, welche zwischen den Seitennähten der inneren und jener der mittleren Schicht liegt, die Fasern der inneren und mittleren Schicht nahezu parallel laufen, wodurch der Eindruck entstehen muss, als wären in dieser Strecke nur zwei Schichten der Faserscheide vorhanden. Gegen die Mitte des Rumpfes entfernen sich die Seitennähte der beiden äußeren Schichten mehr und mehr von der Ventralnaht (Fig. 16) und rücken endlich in der hinteren Rumpfregion in eine Linie, welche ungefähr gleich weit von den beiden Hauptnähten entfernt ist (Fig. 17), oder selbst der Dorsalnaht etwas näher liegt, als der Ventralnaht. Die seitlichen Umbiegungen der Fasern der inneren Schicht bleiben auch noch in der Rumpfregion der Dorsalnaht benachbart, rücken aber doch allmählich von derselben ab und kommen dadurch den seitlichen Umbiegungen der Fasern der mittleren und äußeren Schicht so nahe, dass sie mit denselben fast zusammenfallen. In der Schwanzregion, auf welche bei Petromyzon und Ammocoetes, vom After bis zur Schwanzspitze gemessen, ungefähr $^1/_4$—$^1/_3$ der Länge des ganzen Thieres entfällt, verliert sich zunächst unter zunehmender Verdünnung und allmählicher Abflachung der Biegungen die innere Schicht vollständig und es erscheint nun im Schwanze die Faserscheide nur mehr zweischichtig. Die äußere Schicht ist eine direkte Fortsetzung der äußeren Schicht des Rumpfes; die innere Schicht ist die Fortsetzung der mittleren Schicht des Rumpfes. Die beiden Schichten zeigen zunächst dieselben Wellenbiegungen der Fasern, wie die entsprechenden Schichten des Rumpfes und zwar so, dass die beiden Seitennähte von der dorsalen und ventralen Hauptnaht nahezu gleich weit entfernt sind. Ungefähr am Beginne des letzten Sechstels der Länge des ganzen Thieres vollzieht sich nun eine Verschiebung der Wellenbiegungen in den beiden Faserschichten. Die Fasern der äußeren Schicht, deren Biegungen in der ganzen Kopf- und Rumpfregion in den Hauptnähten gegen den Kopf gerichtete Wellenthäler zeigten, wenden nun ihre Wellenberge dahin, während in den Seitennähten die bisher kopfwärts gewendeten Wellenberge zu Wellenthälern werden. Die entsprechend entgegengesetzte Verschiebung vollzieht sich in der inneren Schicht. Es zeigt daher schließlich die äußere Schicht des Schwanzes die Wellenbiegungen, welche jenen der mittleren Schicht des Rumpfes entsprechen, während die innere Schicht die Wellenbiegungen der äußeren beziehungsweise inneren Schicht des Rumpfes ausführt. Die Art und Weise, in welcher diese Verschiebung stattfindet und welche nur an Isolationspräparaten unter genauer Berücksichtigung der richtigen Orientirung derselben festgestellt werden kann, ist — wegen der stets zahlreichen Stauchungslinien, beziehungsweise sekundären in Folge der Präparation auftretenden kleinen Biegungen der Bindegewebsbündel — im Detail schwer zu verfolgen. Zunächst führte die Untersuchung mit dem polarisirenden Mikroskope zu Vermuthungen über die Art und Weise, wie diese Verschiebung der Faserbiegungen erfolgt, während die Untersuchung im gewöhnlichen Lichte anfänglich erfolglos blieb. Bei schwacher Vergrößerung sieht man in gewöhnlichem Lichte die Faserung zu wenig deutlich, während man bei starker Vergrößerung ein zu kleines Gesichtsfeld überblickt und in Folge dessen nur gar zu leicht die Orientirung verliert. Dagegen zeigt sich an der kritischen Stelle bei der Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols über der Gipsplatte in orthogonaler Stellung ein charakteristisches Bild, welches in Fig. 2 dargestellt ist. Im Allgemeinen zeigt die Faserscheide von Ammocoetes und Petromyzon bei der Ansicht in Wasser ein ganz ähnliches Bild, wie die Faserscheide von Myxine, d. h. ein in orthogonaler Stellung über der Gipsplatte — wie früher angegeben — orientirtes Präparat, giebt rechts von den Hauptnähten steigende, links von den Hauptnähten sinkende Farben. Ein derartiges Präparat ist in Fig. 1 aus der Rumpfregion von Ammocoetes abgebildet. Vergleicht man damit Fig. 2, welche ein Präparat darstellt, in dessen Mitte die Verschiebung der Faserbiegungen erfolgt, so ergiebt sich Folgendes. Im oberen Theile des Gesichtsfeldes ist, wie in Fig. 1, rechts von den Hauptnähten steigende, links von denselben sinkende Farbe, im unteren dagegen links von den Hauptnähten steigende und rechts von denselben sinkende Farbe zu sehen. Die Hauptnähte gehen, ohne etwas Besonderes zu zeigen, in geradem Verlaufe durch das Präparat, während die Seitennähte in eigenthümlicher Weise sich verhalten. Die linke Seitennaht, welche im oberen Theile des Gesichtsfeldes, wie in Fig. 1, mit der Richtung *PP* zusammenfällt, rückt allmählich nach rechts gegen die Ventralnaht und verschmilzt mit derselben in der Mitte des Gesichtsfeldes. Die rechte Seitennaht, welche im oberen Theile des Gesichtsfeldes im rechtsseitigen Schnittrande sich befindet, rückt allmählich nach links gegen die Ventralnaht und verschmilzt in der Mitte des Gesichtsfeldes ebenfalls mit derselben. Damit sind die Seitennähte verschwunden. Nun tauchen aber in derselben Querschnittsebene der Chorda an einem Punkte der Dorsalnaht neue Seitennähte auf, von welchen die eine allmählich nach rechts, die andere nach links bis in die Mitte zwischen den Hauptnähten rückt, wodurch am unteren Ende des Gesichtsfeldes die Seitennähte wieder nahezu dieselbe Lage einnehmen, wie am oberen Ende. Aus dieser Verschiebung der Seitennähte glaubte ich schließen zu dürfen, dass in der äußeren Schicht der Faserscheide die in den Seitennähten befindlichen Wellenberge der Faserbiegungen allmählich sich der Ventralnaht nähern und endlich an dem Punkte, wo sie die Ventralnaht erreichen, verschwinden, während nun zur Seite der Dorsalnaht neue Seitennähte auftreten, jedoch nun mit Wellenthälern, welche — nach hinten zu — bis in die Mitte zwischen den Hauptnähten rücken. Für die innere Schicht der Faserscheide würde sich derselbe Vorgang im umgekehrten Sinne d. h. mit Verwechslung von Wellenthal und Wellenberg vollziehen. Außerdem stimmte das Polarisationsbild mit der bereits festgestellten Thatsache überein, dass nach dem Verschwinden und Wiederauftauchen der Seitennähte eine Umkehr der Wellenbiegungen in den Hauptnähten sich vollzogen hat und nunmehr an Stelle der Wellenthäler in der äußeren Schicht Wellenberge und an Stelle der Wellenberge der inneren Schicht Wellenthäler vorhanden sind. Es handelte sich nun nur mehr darum, bei stärkerer Vergrößerung im gewöhnlichen Lichte sicherzustellen, dass das aus dem Polarisationsbilde erschlossene Verhalten der Seitennähte wirklich vorhanden ist. Dies gelang nun in der That durch sorgfältige Verfolgung der Faserzüge mit Hilfe des beweglichen Objekttisches von Reichert. Das Resultat dieser Untersuchung wurde in Fig. 18, welche bei derselben schwachen Vergrößerung, wie Fig. 2 gezeichnet ist, mit Benutzung der über den Faserverlauf bei starker Vergrößerung gewonnenen Befunde, versinnlicht. Die Verschiebung der Wellenbiegungen ist nur an der inneren Schicht dargestellt; man kann sich aber die entgegengesetzten Verschiebungen in der äußeren Schicht mit Hilfe der nur am oberen und unteren Rande des Bildes gezeichneten Theile derselben wohl genügend vorstellen. Nach Vollendung der Umkehr der Faserbiegungen verdünnt sich die innere Schicht, bei gleichzeitiger Abflachung der Wellenbiegungen immer mehr, ist aber bis ganz nahe an das Schwanzende der Chorda als eine von der äußeren Schicht unterscheidbare Lage zu verfolgen.

Bei aller Ähnlichkeit, welche der Bau der Faserscheide bei Myxine einerseits, bei den Petromyzonten andererseits darbietet, sind der vorhergehenden Darstellung gemäß doch nicht unbedeutende Verschiedenheiten vorhanden. Dieselben bestehen: erstens in der geringeren Deutlichkeit der Seitennähte bei den Petromyzonten, welche namentlich in der Kopf- und vorderen Rumpfregion sehr auffällig ist, zweitens in der nur den Petromyzonten zukommenden Verschiebung der Faserbiegungen in der Schwanzregion. Dazu kommt nun noch, dass die Schichten der Faserscheide bei den Petromyzonten viel fester zusammenhängen, als bei Myxine und sich in den Nähten nicht wie bei letzterer von einander glatt trennen lassen. Endlich ist noch hervorzuheben, dass der natürliche Kreuzungswinkel der Faserbündel in den auf einander folgenden Schichten, wie er sich an alten Alkoholpräparaten ergiebt, an welchen bei der Isolirung der aufgeschlitzten Faserscheide keine Verlängerung derselben eintritt, viel kleiner ist als bei Myxine. Bei Petromyzon beträgt der Kreuzungswinkel in der Rumpfregion im Mittel etwa 30—40°, der Biegungswinkel der Wellen an den Nähten 140 bis 150°. Ein Präparat, welches die natürlichen Faserkreuzungen zeigt, ist in Fig. 28 von Petromyzon abgebildet. Dass die Faserbündel der inneren Schicht im natürlichen Zustande nur sehr flache Biegungen zeigen, kann man an einer frisch aufgeschlitzten Chordascheide von Petromyzon nach Entfernung der Chorda an den Fältchen erkennen, welche die Innenfläche der Scheide darbietet. Ein derartiges Präparat, an welchem außen noch alle anhängenden Gewebe belassen waren, ist in Fig. 24 dargestellt.

Außer den Bindegewebsbündeln, welche wie bei Myxine durch Spalten auf kürzere oder längere Strecken von einander getrennt sind, kommen bei Ammocoetes und Petromyzon fluviatilis keine anderen Formelemente in der Faserscheide vor. Vom Fehlen der Zellen und den mannigfaltigen Trugbildern, welche als Radiär- und Schrägfasern, oder als Porenkanäle von verschiedenen Autoren beschrieben wurden, war bereits früher die Rede; dagegen muss der eigenthümlichen elastischen Fasern, welche in der Faserscheide von Petromyzon marinus durch A. Schneider entdeckt wurden, noch gedacht werden. Dieselben stellen kurze, spindelförmige, gerade oder leicht gekrümmte Elemente von etwa 10—80 μ Länge und 2 bis 5 μ Dicke dar (Fig. 21 *I*), welche nicht verästelt sind und niemals Netze bilden. Sie weichen also von dem sonst gewohnten Anblicke elastischer Fasern erheblich ab und wurden daher von Schneider nicht als solche, sondern einfach als stark lichtbrechende Körper beschrieben. Ich zweifle jedoch nicht, dass dieselben elastischer Natur sind. Sie verhalten sich gegen Säuren, Alkalien, beim Kochen und gegen Farbstoffe, wie elastische Fasern, und dazu kommt noch, dass sich aus der Elastica externa ähnliche Elemente isoliren lassen (Fig. 11). Dies Alles scheint mir die Annahme, dass es sich um eigenthümliche elastische Fasern handle, hinreichend zu begründen. Was das Vorkommen derselben anbelangt, so finden sich dieselben bei Petromyzon marinus mehr vereinzelt in der äußeren Schicht der Faserscheide, da und dort an der Innenseite der Elastica externa (Fig. 19); in großer Zahl aber in der innersten Schicht der Faserscheide zum Theil dem Chordaepithele dicht anliegend (Fig. 21). Man könnte diese innere Lage elastischer Elemente vielleicht als innere elastische Haut bezeichnen; indessen ist doch hervorzuheben, dass dieselben keine selbständige Haut bilden, sondern zwischen Bindegewebsbündeln der innersten Schicht der Faserscheide eingelagert sind, ohne welche die nirgends unter einander direkt verbundenen kurzen Spindeln keinen Zusammenhalt haben würden. Dadurch unterscheidet sich diese Lage elastischer Elemente wesentlich von den elastischen Netzhäuten, wie sie bei den Knochenfischen und Plagiostomen als Elastica interna vorkommen.

Wie die Faserscheide, so zeigt auch die Elastica externa bei den Petromyzonten einen weniger einfachen Bau als bei Myxine. Die Elastica externa des Petromyzon und der größeren Exemplare von Ammocoetes ist eine gefensterte Membran, welche aus zwei Lamellen besteht. Die Zusammensetzung aus zwei Lamellen lässt sich an senkrecht zur Fläche geführten Durchschnitten, namentlich nach entsprechender Färbung mit Hämalaun oder Hämatoxylin erkennen, wobei zwischen den beiden tief gefärbten Lamellen eine fast farblose Kittmasse sichtbar wird (Fig. 14 und 19 *E*). Die beiden Lamellen zeigen sich an Schnitten stellenweise auf kurze Strecken von einander isolirt; doch ist es mir nicht gelungen, an der isolirten Elastica die beiden Blätter von einander abzuziehen. Was nun den Bau dieser Blätter anbelangt, so ist das innere deutlich querfaserig, wie bereits an der frisch isolirten Elastica in der Flächenansicht und an Längsfalten, an welchen sich die Fasern als Vorsprünge erkennen lassen, festgestellt werden kann (Fig. 23). An Längsschnitten erscheint der Durchschnitt des inneren Blattes durch die Querschnitte der Fasern wie fein gezähnt (Fig. 14), während an Querschnitten das innere Blatt auch bei stärkerer Vergrößerung ein glattes Aussehen zeigt (Fig. 19). An Membranstücken, welche durch Kochen in Wasser isolirt wurden, sieht man, namentlich nach Färbung mit Azalein, die Querfaserung der inneren Lamelle sehr deutlich, während bei tiefer Einstellung die Längsstreifung der äußeren Lamelle hervortritt (Fig. 10). Die Querfasern der inneren Lamelle sind ähnlich, wie die früher beschriebenen elastischen Elemente in der Faserscheide von Petromyzon marinus, von spindelförmiger Gestalt und zeigen keine Verästelungen, schieben sich vielmehr mit ihren zugespitzten Enden zwischen einander und sind unter sich durch einen festen Kitt verbunden. Am frischen Objekte lassen sie sich nicht isoliren, dagegen gelang dies sehr leicht an einem Präparate, das von einer sammt der Elastica im zugeschmolzenen Glasrohre auf 120° durch mehrere Stunden in Wasser erhitzten Faserscheide stammte, die dann weiterhin mehr als ein Jahr im zugeschmolzenen Rohre gelegen hatte. Isolirte Fasern von dieser Elastica sind in Fig. 11 abgebildet. Die Querfaserung der Elastica, nicht aber die Zusammensetzung derselben aus zwei Blättern, wurde schon von A. Schneider beschrieben. Die an Sagittalschnitten wie ein feiner Kamm sich darstellenden Querfasern der inneren Lamelle, hat auch Bujor bemerkt. Derselbe giebt außerdem an, dass die Elastica von Petromyzon Planeri im Stadium der Metamorphose aus drei bis vier Lamellen zusammengesetzt sei. Die Elastica externa ist, wie Kölliker schon im Jahre 1860 abbildete, von rundlichen Löchern durchbohrt, welche sich nach einwärts trichterförmig erweitern und daher in der Flächenansicht wie gehöfte Tüpfel sich darstellen (Fig. 23). Die Löcher durchbohren beide Lamellen und haben an ihrer Innenseite einen Durchmesser von 5—10 μ. Die Angabe Wilhelm Müller's, dass in der Elastica externa der Cyclostomen schlitzförmige Öffnungen vorkommen, konnte ich nicht bestätigen. Die Elastica reißt, wegen des querfaserigen Baues der inneren Lamelle, zwar leicht in transversaler Richtung, und es entstehen daher bei der Präparation nicht selten quere Spalten, die aber nicht präformirt sind. — Im Gegensatze zu der Querfaserung der inneren Lamelle zeigt das äußere Blatt der Elastica eine zarte Längsstreifung, welche in der Flächenansicht wahrgenommen werden kann (Fig. 10). Da und dort erheben sich aus der äußeren Lamelle der Elastica längslaufende elastische Fasern, welche in die skelettbildende Schicht eindringen (Fig. 14).

VI. Die Chordascheide von Acipenser.

Bei Weitem die komplicirtesten Verhältnisse, im Vergleiche mit den bisher besprochenen Thieren, zeigt die Chordascheide des Acipenser. Obwohl auch hier die Faserscheide nach demselben Grundplane gebaut ist und ebenfalls drei Schichten mit welligen Faserbiegungen und dadurch bedingten Nähten erkennen lässt, so zeigt doch Acipenser in so fern eine wesentliche Verschiedenheit, als nebst den Schichten, welche die Chorda als koncentrische Cylinderröhren umgeben, auch noch Lamellen unterschieden werden können, welche in einem annähernd transversalen Verlaufe, wie in craniocaudaler Richtung auf einander geschichtete, eigenthümlich gebogene Ringe sich darstellen.

Um diese verwickelten Strukturverhältnisse klar zu machen, ist es wohl am besten, zunächst wieder von den Bildern auszugehen, welche die aufgeschlitzte und isolirte Faserscheide in der Flächenansicht darbietet. Ein derartiges Präparat, von der Außenseite gesehen, ist in Fig. 37 aus der Rumpfregion eines 52 cm langen Acipenser ruthenus dargestellt. Wie bei Petromyzon kann man in der äußeren Schicht der ca. 1 mm dicken Faserscheide zwei komplete Wellenbiegungen der Bündel erkennen, welche ihre Thäler in den Hauptnähten, ihre Berge in den — der Ventralnaht sehr nahe liegenden — Seitennähten kopfwärts wenden. Im Schwanzende der Chorda tritt ähnlich, wie bei Petromyzon, eine Verwechslung der Faserbiegungen auf, indem nun die kopfwärts gewendeten Wellenberge auf die Hauptnähte, die Thäler dagegen auf die Seitennähte fallen. Gegen das Ende der Schwanzchorda gehen endlich die Seitennähte ganz verloren, indem sie sich mit der Ventralnaht vereinigen, ein Verhältnis, das bei Petromyzon nicht vorkommt. Es ist dann im letzten Abschnitte der Schwanzchorda in der äußeren Schicht der Faserscheide nur mehr eine einzige komplete Wellenbiegung der Bündel vorhanden, welche ihren kopfwärts gewendeten Wellenberg in der Dorsalnaht, ihr Wellenthal aber in der Ventralnaht besitzt (Fig. 38). Die jenen der äußeren Schicht entgegengesetzten Wellenbiegungen in der mittleren Schicht der Faserscheide konnte ich an den verhältnismäßig großen Exemplaren von Acipenser, welche ich untersuchte, nur schwer erkennen; doch ließen sich dieselben bestimmt wahrnehmen an Präparaten, welche mehrere Tage in 70%igem Alkohol gelegen hatten, während in Wasser liegende Präparate, welche ziemlich stark aufquellen, sich für diese Beobachtung als ungeeignet erwiesen. Was die innere Schicht anbelangt, so war deren Faserung sehr zart und undeutlich und die Wellenbiegungen an derselben nicht deutlich ausgesprochen. Die Faserbündel der drei Schichten hängen unter einander sehr fest zusammen und eine Isolirung der drei Schichten durch Abziehen gelingt nicht einmal auf kurze Strecken. Die Untersuchung der Quer- und Längsschnitte giebt Aufschluss darüber, warum dies nicht möglich ist. Zu diesem Zwecke eigneten sich vorzüglich in 10%igem Formalin gehärtete Stücke der Wirbelsäule, weil bei dieser Fixirung die Faserscheide ohne merkliche Quellung oder Schrumpfung und mit deutlich sichtbarer Faserung erhalten wird. An Querschnitten fällt nun auf, dass die Faserung nicht, wie bei den Cyclostomen, rein parallel der Chordaoberfläche verläuft, sondern gegen die inneren Schichten eine schräge Anordnung zeigt, indem die Fasern sich unter Winkeln bis zu 60° durchkreuzen. An radialen Längsschnitten erkennt man bei schwächeren und mittleren Vergrößerungen quer durch den Schnitt verlaufende, meistens gekrümmte Bänder, welche sich wie Querschnitte von ringförmigen Lamellen darstellen (Fig. 39 und 40). Bei starker Vergrößerung findet man an den radialen Längsschnitten dicht gedrängte, jedoch durch Spalten von einander getrennte, bis 10 μ dicke Quer- und Schrägschnitte von Bindegewebsbündeln (Fig. 42). Diese Bündel sind am dicksten in den äußeren Schichten, werden aber gegen die innere Schicht allmählich immer dünner (Fig. 39, 40).

Untersucht man die radialen Längsschnitte bei schwacher Vergrößerung mit dem polarisirenden Mikroskope, so erhält man ähnliche Bilder, wie von der Chordascheide der Cyclostomen (Fig. 3); also Bilder, wie sie aus der Untersuchung isolirter Flächenpräparate sich ergeben, welche ja im Ganzen bezüglich der Wellenbiegungen der Fasern in drei von außen nach innen sich folgenden Schichten der Faserscheide mit den Cyclostomen übereinstimmen. Macht man den Versuch, die an radialen Längsschnitten der Chordascheide von Acipenser in Fig. 39 und 40 dargestellten transversalen Schichten von einander zu isoliren, so gelingt dies an etwa 0,5 mm dicken Schnitten ziemlich gut. Man erhält dann Lamellenstücke, welche ein etwas gekrümmtes Stück eines Querschnittes der Chordascheide darstellen (Fig. 41). Man sieht an diesen isolirten Lamellenstücken unmittelbar unter der Elastica externa (Fig. 41 *A*) eine der Oberfläche fast parallele Faserung, weiter nach einwärts jedoch eine Durchkreuzung der Faserbündel in allmählich größer werdenden Winkeln, welche gegen die der Chorda zugewendete innere Fläche bis zu 60° anwachsen (Fig. 41 *I*). Es handelt sich nun darum, die an den isolirten aufgeschlitzten Faserscheiden und die damit anscheinend schwer vereinbaren, an Schnitten und Isolirungspräparaten gewonnenen Strukturbilder erklärend zusammenzufassen. Wenn man dies versucht, so kommt man, wie ich glaube, nothwendig zu der Vorstellung, dass die Faserscheide von Acipenser aus ringförmigen Lamellen mit gekreuzter Faserung aufgebaut ist, welche eine sehr komplicirte Krümmung besitzen, aber in der Hauptsache transversal verlaufen und unter einander sehr fest zusammenhängen. Die Lamellen müssen in der äußeren Schicht der Faserscheide die den Faserbiegungen dieser Schicht entsprechenden Wellen zeigen, dann in der mittleren Schicht in Wellen von entgegengesetzter Krümmung übergehen und endlich den sehr flachen Biegungen der innersten Schicht entsprechend in eine fast transversale Ebene übergehen. Versucht man sich eine solche Lamelle in einem Modelle aus Modellirwachs herzustellen, so ergiebt sich, dass dieselbe im Ganzen einen transversalen Ring darstellt, der von oben, von der Kopfseite des Thieres gesehen, folgende Eigenthümlichkeiten zeigt, welche in der nach einem solchen Modelle gezeichneten Fig. 36 dargestellt sind. In der Dorsal- und Ventralnaht zeigt der Ring, der äußeren Faserschicht entsprechend, eine Grube, welche nach einwärts in einen Höcker übergeht, welcher der mittleren Schicht der Faserscheide angehört, und der sich im Bereiche der inneren Schicht der Faserscheide abflacht. In den beiden Seitennähten zeigt der Ring Höcker im Bereiche der äußeren, dagegen Gruben im Bereiche der mittleren Schicht der Faserscheide. Die zwischen den Nahtlinien gelegenen Theile des Ringes zeigen im Allgemeinen eine windschiefe Biegung, deren detaillirte Beschreibung ich wohl unterlassen darf. Es ist klar, dass der Ring von der unteren oder Schwanzseite her gesehen, ein in Bezug auf Höcker- und Gruben entgegengesetztes Verhalten zeigt, wie das eben beschriebene. Die erschlossene Form der Lamellen lässt sich nun noch weiter kontrolliren an radialen Durchschnitten, welche durch besonders ausgezeichnete Stellen der Faserscheide gehen. Betrachtet man das in Fig. 36 dargestellte Modell, welches in Bezug auf seine Dimensionen und Anordnung der ausgezeichneten

Punkte einer Lamelle aus der Rumpfregion eines 52 cm langen Acipenser ruthenus bei 10maliger Vergrößerung entspricht, so ergiebt sich, dass an einer Serie von radialen Längsschnitten, welche in der ventralen Nahtlinie beginnt und bis zur Seitennaht fortgeführt wird, sich eine charakteristische Änderung in der Krümmung der Lamellendurchschnitte vollziehen muss. Die Distanz der Seitennaht von der ventralen Hauptnaht beträgt 1,7 mm. Im Bereiche dieser Strecke wurden aus freier Hand fünf radiale Längsschnitte von etwa 0,3—0,5 mm Dicke unter genauer Beachtung der Orientirung der Schnitte angefertigt. Der erste Schnitt, welcher an der in Fig. 36 mit 1 bezeichneten Stelle durch die ventrale Hauptnaht ging, ist in Fig. 39 dargestellt. Er zeigt von der Elastica aus zuerst ein kopfwärts gerichtetes Aufsteigen der Lamellen, entsprechend der Grube in der äußeren Schicht des Ringes, dann eine kopfwärts gerichtete Konvexität der Lamellen entsprechend dem Höcker der mittleren Schicht des Ringes und endlich ein sanftes Absinken der Lamellen entsprechend der inneren Schicht des Ringes. Der letzte (fünfte) Schnitt der Serie, welcher der mit 2 bezeichneten Stelle der Fig. 36 entspricht, ist in Fig. 40 dargestellt. Er zeigt von der Elastica aus zunächst ein schwanzwärts gerichtetes Absinken der Lamellen, entsprechend dem kopfwärts gerichteten Höcker der äußeren Schicht des Ringes, dann eine kopfwärts konkave Biegung der Lamellen, entsprechend der Grube in der mittleren Schicht des Ringes, und endlich ein sanftes Ansteigen der Lamellen in der inneren Schicht des Ringes. Auf den übrigen, nicht dargestellten Schnitten der Serie war der allmähliche Übergang des Bildes der Fig. 39 in jenes der Fig. 40 zu verfolgen. Durch diese Probe halte ich die entwickelte Vorstellung über den Bau der Faserscheide des Acipenser für gut begründet.

Die vier Nahtlinien an der Außenseite der isolirten Chordascheide des Acipenser und das Zusammenfließen derselben am Schwanze hat bereits J. F. Meckel, jedoch nur am gedehnten Präparate, an welchem sie leichter wahrnehmbar sind als am ungedehnten, gesehen und deutlich beschrieben. Diese Beobachtung ist aber gänzlich in Vergessenheit gerathen und von keinem der späteren Autoren bei den Erörterungen über den Bau der Faserscheide beachtet worden. Meckel macht auch bereits auf die leicht zu bestätigende Thatsache aufmerksam, dass die isolirte Chordascheide sich auf das Dreifache ihrer ursprünglichen Länge ausdehnen lässt. Bei der ausschließlichen Untersuchung von Schnittpräparaten, unter welchen die Querschnitte besonders bevorzugt wurden, ist es begreiflich, dass in neuerer Zeit ein Verständnis des Aufbaues der Faserscheide des Acipenser nicht gewonnen werden konnte. Die richtige Beobachtung, dass an Querschnitten schräg sich durchkreuzende Fasersysteme vorkommen, benutzte KLAATSCH um daraus eine Vorstellung über den Bau der Faserscheide des Urfisches abzuleiten, welche dahin geht, dass diese Faserscheide aus zwei sich senkrecht durchkreuzenden, spiraligen Fasersystemen sich aufbaue. Dass diese Vorstellung zur Erklärung der an der Faserscheide von Acipenser feststellbaren Thatsachen nicht genügt, geht aus dem Mitgetheilten zweifellos hervor. Noch weniger lässt sich aber diese Vorstellung auf die Faserscheide der Cyclostomen anwenden, bei welcher am Querschnitte keine Durchkreuzungen von Fasern, sondern nur spitzwinkelige Verflechtungen der Bündel vorkommen.

In der äußeren Schicht der Faserscheide des Acipenser finden sich ziemlich spärliche, dünne, dabei kurze, elastische Fasern, die viel zarter sind, als die analogen Elemente bei Petromyzon marinus. In der inneren Schicht der Faserscheide konnte ich keine elastischen Elemente auffinden. Außer elastischen Fasern finden sich in der Faserscheide des Acipenser keine anderen Formelemente; insbesondere, wie ich gegen LWOFF mit der überwiegenden Mehrzahl der Autoren finde, keine Zellen. Dagegen stimme ich mit LWOFF darin überein, dass ich die vielfach beschriebenen Radiärfasern durchwegs als Trugbilder bezeichnen muss, welche namentlich an Querschnitten durch oft dicht gedrängte, radiär gestellte Stauchungslinien hervorgerufen werden. Eben so muss ich das Vorkommen von Porenkanälchen in Abrede stellen. Zwischen den Faserbündeln finden sich wohl überall Spalten, welche besonders an Längsschnitten deutlich hervortreten, diese Spalten sind aber das nothwendige Correlat der Bindegewebsbündel und haben niemals die Form drehrunder, radiär verlaufender Röhren.

Die von LEYDIG (24) entdeckte Elastica externa des Acipenser stimmt in ihrem Baue mit der inneren Lamelle der Elastica von Petromyzon überein. Gleich dieser zeigt sie eine Zusammensetzung aus quer laufenden, spindelförmigen, dicht an einander gefügten Fasern, welche die Elastica an radiären Längsschnitten bei stärkerer Vergrößerung wie fein gezähnt erscheinen lassen. Eine der äußeren Lamelle der Elastica von Petromyzon entsprechende Lamelle konnte nicht aufgefunden werden. Die Elastica ist von zahlreichen runden Löchern von 5—10 μ Durchmesser durchbohrt und steht an ihrer Außenseite mit elastischen Fasern in Zusammenhang, die in das skelettbildende Gewebe, zum Theil auch in die der Elastica dicht anliegenden Bogenknorpel eindringen. Wie bei Petromyzon haftet die Elastica externa sehr fest an der Faserscheide und bedingt an Isolationspräparaten ein Umrollen der Faserscheide in der Längsrichtung nach außen.

VII. Die Entwicklung der Chordascheide des Ammocoetes.

Aus dem bisher Mitgetheilten geht hervor, dass die Chordascheide der Cyclostomen und des Acipenser aus einer zellenlosen Faserscheide, die ein fibröses Bindegewebe von komplicirtem Faserverlaufe darstellt und einer elastischen äußeren Grenzhaut, welche die Chordascheide gegen das skelettbildende Gewebe abschließt, sich zusammensetzt. Die Entwicklung dieser Chordascheiden genauer zu verfolgen hatte ich nur bei Ammocoetes Gelegenheit, während entsprechendes Material von Acipenser und Myxine nicht zu Gebote stand. Wegen des sehr verwickelten Aufbaues und der Durchflechtung der Fasern in transversalen Ebenen würde übrigens Acipenser, dessen Chordaentwicklung von Hasse (15) untersucht wurde, ein in histogenetischer Beziehung sehr schwieriges Objekt sein, während es sehr bedauerlich ist, dass entwicklungsgeschichtliches Material von Myxine, bei welcher die drei Schichten der Faserscheide noch schärfer als bei Ammocoetes gesondert sind, vorläufig nicht erreichbar ist.

Dass die zellenlose Faserscheide von der Chorda gebildet wird, ist seit Kölliker's und Gegenbaur's Untersuchungen fast allgemein angenommen; immerhin wurden darüber auch Zweifel laut und insbesondere haben Diejenigen, welche wie Lwoff, C. Vogt und Bujor Zellen in der Faserscheide zu sehen glaubten, die Faserscheide als eine der Chorda von außen, von der skelettbildenden Schicht aufgelagerte Scheide betrachtet. Ob die Elastica externa eine vom skelettbildenden Gewebe stammende, oder eine chordaeigene Grenzhaut sei, war bis zu den Untersuchungen Hasse's (16) niemals sicher festgestellt worden; gegenwärtig ist aber die von Hasse gemachte Entdeckung, dass bei Ammocoetes die Elastica externa von der Chorda gebildet wird, der Ausgangspunkt für die Erkenntnis geworden, dass nicht bloß bei den Cyclostomen, sondern auch bei den Elasmobranchiern die Elastica externa die von der Chorda zuerst gebildete Membran sei, wie aus den Untersuchungen von Claus, Klaatsch, Gadow und Miss Abbott hervorgeht. Wahrscheinlich geht bei allen Ichthyopsiden die Entwicklung der Chordascheiden so vor sich, dass die Chorda zuerst die Elastica externa und dann die

Faserscheide bildet. Ich habe, zum Theil nach eigenen Untersuchungen an einem anderen Orte die Thatsachen zusammengestellt, welche für diese mit den Darstellungen HASSE's über die Entwicklung der Chordascheiden der Elasmobranchier und Amphibien nicht übereinstimmende Auffassung sprechen. Für die hier zu behandelnden, rein histogenetischen Fragen kommt aber nur die Entwicklung der Chordascheide von Ammocoetes in Betracht, bezüglich welcher meine eigenen Untersuchungen mit HASSE's Befunden in der Hauptsache übereinstimmen.

Die jüngsten Stadien von Ammocoetes, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, waren 7,5 mm lange Thiere, welche mir nicht frisch, sondern in Alkohol, nach vorausgehender Fixirung in Pikrinsublimat vorlagen. Dieses Material eignete sich nicht sehr gut zu Isolationspräparaten, besser für Schnitte, an welchen sich Folgendes feststellen ließ.

Die ca. 160 μ dicke, unregelmäßig geschrumpfte Chorda zeigte im Bereiche des Rumpfes im Inneren blasige, von einer großen Vacuole erfüllte Zellen, welche bis zu 80 μ im Durchmesser erreichten. Die äußerst dünnen, schätzungsweise 0,1 μ dicken Scheidewände zwischen den blasigen Chordazellen waren nach allen Radien der Chorda, bei Vergleichung einer größeren Reihe von Querschnitten ungefähr gleichmäßig vertheilt und eine Ähnlichkeit mit der Anordnung der Chordazellen des Amphioxus vor der Ausbildung der Chordaplatten, wie sie v. KUPFFER in sehr frühen Entwicklungsstadien von Ammocoetes feststellte, besteht um diese Zeit bereits nicht mehr (vgl. 6, p. 134). Die Oberfläche der Chorda ist von einer äußerst dünnen Epithelschicht bedeckt, deren Zellen ganz flache feinkörnige, von einander nicht scharf abgegrenzte, kernhaltige, polygonale Plättchen darstellen, welche der Chordascheide so dicht anliegen, dass sie als gesonderte Schicht deutlich, selbst mit sehr starker Vergrößerung, nur dort gesehen werden, wo sie sich am Schnitte von der Scheide etwas abgehoben haben. Aus der an den senkrechten Durchschnitten im Mittel 16 μ betragenden Entfernung der Kerne der Epithelzellen ist auf einen mittleren Durchmesser der Zellen von demselben Betrage zu schließen. An den mit Hämalaun gefärbten Schnitten erscheint die in der vorderen Rumpfregion ca. 1 μ dicke Chordascheide deutlich aus zwei Blättern zusammengesetzt: einer äußeren etwa 0,2—0,3 μ dicken, in Hämalaun tief gefärbten, der Cuticula chordae (HASSE) beziehungsweise der Elastica externa entsprechenden Lamelle und einer inneren, in Hämalaun sehr schwach gefärbten, etwa 0,7—0,9 μ dicken, wie körnig erscheinenden Schicht, der Anlage der Faserscheide. Dass die tief gefärbte, aber äußerst dünne Elastica wirklich eine Membran und nicht etwa nur ein Grenzkontour der Faserscheide ist, lässt sich an Schnitten mit voller Sicherheit nur an den seltenen Stellen erkennen, an welchen sich die Elastica von der Faserscheide abgehoben hat. Eine deutliche Faserung konnte ich an der Faserscheide an den in Lack untersuchten Schnitten nicht erkennen.

Gegen das hintere Rumpfende verdünnt sich die Faserscheide immer mehr und verliert sich gegen den Beginn des Schwanzes endlich vollständig, während die tief blau gefärbte Elastica sich gleichmäßig fortsetzt und noch im Bereiche des Schwanzes, in welchem die Chorda noch keine vacuolisirten Zellen enthält, zu verfolgen ist.

Völlig sichergestellt wurden die an den Schnittpräparaten gemachten Befunde erst durch die Isolirung der Chordascheiden mit Hilfe von Nadeln an Präparaten, die, nach vorausgehender Hämalaunfärbung, in Wasser lagen. Es gelang nicht die Chordascheide regelmäßig aufzuschlitzen; immerhin konnten hinreichend große Stücke derselben isolirt werden, um festzustellen, dass 1) die in Hämalaun sich stark färbende Elastica eine völlig homogene Haut ohne Spur von Löchern darstellt und 2) die Faserscheide bereits deutliche Fibrillen zeigt, die jedoch noch keine Sonderung in Bündel erkennen ließen, sondern ziemlich gleichmäßig neben einander mit leichten Wellenbiegungen cirkulär um die Chorda verlaufen. Dieser Befund ist von großem Interesse, er wurde daher auch mit Hilfe des polarisirenden Mikroskopes kontrollirt, wobei bereits die Doppelbrechung der Fibrillen und mit Hilfe der Doppelbrechung der rein transversal-cirkuläre Verlauf der Fibrillen festgestellt werden konnte. Es wird also die Faserscheide als eine rein cirkulärfaserige Haut zuerst angelegt, wie sie bei den Froschlarven bis zur Metamorphose unter der Elastica externa der Chorda des Schwanzes gefunden wird, und wie sie in Fig. 44 von Rana esculenta abgebildet ist. Die Plasmakörper der Epithelzellen liegen beim 7—8 mm langen Ammocoetes als ganz dünne Platten den Fibrillen dicht an; sie selbst zeigen aber nichts von einer auf Bindegewebsfibrillen zu beziehenden Struktur. Die nächst größeren Larven, die ich untersuchen konnte, waren 30—44 mm lang. Die 30 mm lange Larve war in Pikrinsublimat gehärtet und in der vorderen Hälfte in sagittale, in der hinteren in frontale Schnitte zerlegt, von den 40—44 mm langen

Thieren kam eines lebend in meine Hände und wurde frisch und zum Theil nach Behandlung mit MÜLLER'scher Flüssigkeit untersucht. Das Chordaepithel zeigte sich hier aus etwas höheren polygonalen Zellen zusammengesetzt (Fig. 8 *Che*), welche von körniger Beschaffenheit und deutlich von einander getrennt und mit facettenartigen Eindrücken versehen waren, welche theils von den Nachbarzellen, theils von den benachbarten Zellen der Chordagallerte herrühren (Fig. 43 *a*). Letztere sind auch hier große blasige Zellen (Fig. 43 *b* unten); von einem Chordastrange ist noch keine Spur zu sehen. Die Chordaepithelzellen liegen der Faserscheide dicht an, doch ist nirgends ein direkter Zusammenhang von Fibrillen der Faserscheide mit Epithelzellen vorhanden, was ja bei dem Umstande, dass die Fibrillen alle parallel der äußeren Oberfläche der glatten Epithelzellen verlaufen, auch nicht wohl möglich wäre. Der den Fibrillen der Faserscheide zugewendete Kontour der Epithelzellen erscheint an Präparaten aus MÜLLER's Flüssigkeit nicht glatt und scharf, sondern wie fein körnig (Fig. 43 *b*). Selbst bei den stärksten Vergrößerungen kann man jedoch zwischen den Fibrillen und dieser körnigen Rindenzone der Epithelzellen keine homogene oder irgend wie besonders beschaffene Cuticularschicht entdecken. An der 44 mm langen Larve konnten an der aufgeschlitzten und isolirten Chordascheide des vorderen Rumpftheiles zwei Schichten der Faserscheide erkannt werden, welche bereits eine deutliche Dorsal- und Ventralnaht, und wenigstens in der äußeren Schicht eine undeutliche Sonderung der Fibrillen in Bündel von im Mittel 2,5 μ Dicke unterscheiden ließen. Die äußere Schicht zeigte bereits die charakteristischen Biegungen der späteren äußeren Schicht größerer Thiere, die innere jener der späteren mittleren Schicht mit kopfwärts gewendeten Wellenbergen. Die Seitennähte waren nur sehr wenig deutlich, doch konnte man erkennen, dass die seitlichen Umbiegungen der Fasern der Ventralnaht sehr nahe lagen; noch näher als in den mit *A* und *M* bezeichneten Schichten der Kopfchorda eines 15 cm langen Ammocoetes, welche in Fig. 15 abgebildet sind. Die seitlichen Umbiegungen fielen in den beiden Schichten nicht zusammen; sie lagen in der äußeren Schicht der Ventralnaht noch näher als in der inneren. Gegen die hintere Rumpfregion wurden zunächst die Biegungen der inneren Schicht immer flacher, und 10 mm vor dem After — eine Stelle, welche zugleich 20 mm vor der Schwanzspitze sich befand — war nur mehr eine Schicht der Faserscheide von rein cirkulärem Faserverlaufe vorhanden, welche die direkte Fortsetzung der äußeren

Schicht darstellte. Es ergiebt sich somit, dass bei diesem 44 mm langen Ammocoetes die Faserscheide in der vorderen Hälfte des Thieres zweischichtig, in der hinteren Hälfte dagegen noch einschichtig war, wie bei den 7--8 mm langen Thieren in der vorderen Rumpfhälfte. Trotz der großen Lücke des Materials zwischen 7,5 und 44 mm Länge der Thiere lässt sich der Entwicklungsgang vollständig erschließen, da bei der 44 mm langen Larve die Faserscheide im hintersten Rumpftheile noch nicht weiter entwickelt ist als bei der 7,5 mm langen in der vorderen Körperregion.

In mancher Beziehung ergänzend, freilich nicht in Bezug auf den Bau der Faserscheide, der sich an den in Lack liegenden Schnittserien nicht erkennen ließ, waren die Beobachtungen an den Schnitten von der bereits erwähnten 30 mm langen Larve. Die Elastica externa war an diesem Thiere an der ganzen Chorda deutlich, jedoch bereits bedeutend dicker als bei der 7,5 mm langen Larve mit Ausnahme der Schwanzspitze, wo sie auch hier nur 0,2—0,3 μ Dicke hatte. In der vorderen Rumpfhälfte betrug dagegen die Dicke der Elastica 1 μ, verdünnte sich aber in der Mitte des Rumpfes auf 0,7 μ und 3 mm vor der Schwanzspitze auf 0,5 μ.

Die Faserscheide hatte in der Kopfregion eine Dicke von 5 μ, in der Mitte des Rumpfes nur mehr von 3 μ. Von da an nahm die Dicke der Faserscheide nur sehr allmählich ab und besaß noch 3 mm vor der Schwanzspitze fast dieselbe Dicke von 3 μ. Dann aber verdünnte sich die Faserscheide sehr rasch und war etwa 2 mm vor der Schwanzspitze nicht mehr zu erkennen.

An den Schnittserien war bei der 30 mm langen Larve weder in der Flächenansicht noch an den senkrechten Durchschnitten der Elastica irgend eine Spur von Lücken zu erkennen, obwohl die starke Färbung der Elastica für die Beobachtung günstig war. Dagegen konnten an den Isolationspräparaten der Elastica von der 44 mm langen Larve nach Färbung derselben in Eosin kleine runde verdünnte Stellen wahrgenommen werden, welche wohl als die erste Spur der Löcher der Elastica zu deuten sind. Doch waren die Löcher noch nicht durchgebrochen und die verdünnten Stellen so klein, dass sie nur mit homogener Immersion wahrgenommen werden konnten, und zwar nur in der vorderen Rumpfregion, nicht aber in der hinteren. Von einer sonstigen Struktur, insbesondere von Querfasern, war an der Elastica nichts wahrzunehmen.

Die weitere Entwicklung der Faserscheide schreitet nun ziemlich rasch fort. An 5—6 cm langen Thieren ist dieselbe in der

Kopf- und vorderen Rumpfregion schon deutlich dreischichtig, mit typischer Anordnung und bei einem $8\frac{1}{2}$ cm langen Thiere, dem jüngsten, von welchem die Faserscheide vollständig isolirt wurde, reichten die drei Schichten bereits, wie bei großen Thieren durch die vorderen $\frac{3}{4}$ der Körperlänge und zeigte sich die charakteristische Umkehrung der Wellenbiegungen an den zwei übrig bleibenden Schichten in der Schwanzregion. Mit der Ausbildung der Schichten wird die Sonderung der Fibrillen in Bündel deutlicher und dieselben nehmen zugleich an Dicke zu. Dabei ist zu bemerken, dass die älteste, die äußere Schicht stets dickere Bündel zeigt, als die jüngste, innere. Doch scheint das Dickenwachsthum der Schichten der Faserscheide nicht ausschließlich auf einem Dickenwachsthume der Bündel, sondern auch auf einer Vermehrung derselben zu beruhen. Bei einem 6 cm langen Thiere fand ich die Bündel in der äußeren Schicht schon 5 μ dick, bei einem 8 cm langen 6—7 μ dick; dagegen bei einem 19 cm langen Thiere ebenfalls nicht wesentlich dicker. Wie weit hier übrigens individuelle Verschiedenheiten in Betracht kommen, habe ich nicht untersucht und muss daher die Frage, ob außer der Verdickung auch eine Vermehrung der Bündel in den bereits von der Chorda abgerückten Schichten stattfindet, dahingestellt sein lassen. Das Gesammtwachsthum der Faserscheide ist mit der Längezunahme des Thieres eine sehr bedeutende; doch machen genauere Messungen große Schwierigkeiten. Die höchst ungleichen Spannungen, in welchen sich die Chorda gegen die Faserscheide, diese wieder gegenüber der Elastica und den umgebenden Geweben sich befindet, bewirken, dass bereits an Querschnitten eben getödteter Thiere die Dimensionen der Chordascheide und der Chorda den natürlichen Verhältnissen nicht mehr entsprechen. Immerhin bewahrt die Chorda am Durchschnitte des frischen Objektes nahezu ihre kreisrunde Form und es können daher Messungen des Chordadurchmessers inklusive der Scheide wenigstens als unter sich annähernd vergleichbar gelten. Solche Messungen von frischen Querschnitten durch die Mitte des Rumpfes sind in der folgenden Tabelle (s. p. 508) zusammengestellt:

Es ergiebt sich daraus die bedeutende Zunahme des Umfanges der Chorda und ihrer Scheide mit zunehmender Länge des Thieres. Man sollte nun denken, dass derartige frische Querschnitte auch zur Bestimmung der Dicke der Chordascheide geeignet wären. Allein die nicht mehr in natürlicher Spannung befindlichen Gewebe verschieben sich in so regelloser Weise gegen einander, dass eine brauch-

Tabelle I.

Länge des Thieres in Centimeter	Durchmesser der Chorda sammt Scheide in Millimeter	Umfang der Chordascheide in Millimeter, berechnet aus Kolumne 2.
6,0	0,75	2,4
8,0	0,94	3
10,0	1,03	3,2
12,5	1,17	3,7
15,0	1,40	4,4
19,5	1,75	5,5

bare Messung nicht auszuführen ist. Auch an fixirten Objekten sind solche schwer zu machen, da die Chorda regelmäßig stark schrumpft und sich faltet und dabei die Faserscheide sehr ungleich beeinflusst. Man kann an einem und demselben Querschnitte an Alkohol- oder Pikrinsublimatpräparaten die Chordascheide an der Dorsal- und Ventralseite sehr ungleich dick finden, was aber nicht präformirt, sondern eben nur Folge der Fixirung ist. So maß ich z. B. an einem 4 cm langen in Pikrinsublimat fixirten Ammocoetes die Dicke der Chordascheide in der hinteren Kiemenregion an der Dorsalseite mit 8 μ, an der Ventralseite mit 13 μ. Ferner hat auch die Art der Einbettung, ob Paraffin oder Celloidin, Einfluss auf die Dicke der Faserscheide und dieselbe erscheint an Paraffinpräparaten stets dicker, als an Celloidinpräparaten. Immerhin ergab sich, dass bei nach derselben Methode behandelten Präparaten vergleichbare Mittelzahlen gewonnen werden können.

In der folgenden Tabelle sind eine Reihe von Messungen an Durchschnitten zusammengestellt, welche durch die hintere Kiemenregion, ungefähr durch die Grenze des ersten Sechstels der Länge des Thieres geführt waren. Durchmesser und Umfang der Chordascheide konnte wegen des stets ganz unregelmäßigen Schrumpfens derselben nicht bestimmt werden. Die Thiere waren durchwegs in Pikrinsublimat fixirt. In der fünften Kolumne ist die Art der Einbettung angegeben. Nur die kleineren Thiere waren in Paraffinserien zerlegt, die größeren dagegen in Celloidin geschnitten. Die beiderlei Präparate sind nur unter sich, nicht aber gegenseitig vergleichbar, wie ohne Weiteres ersichtlich ist, wenn man die Zahlen für die Dicke der Chordascheide, insbesondere die Faserscheide vergleicht. Weniger beeinflusst erscheint die Elastica externa, welche wenigstens nirgends bei einem kleineren Thiere dicker erscheint, als bei einem größeren, wie dies bei der Faserscheide beim Vergleiche von Paraffin- und Celloidinpräparaten der Fall ist.

Tabelle II.

Länge des Thieres in Millimeter	Dicke der Chordascheide	Dicke der Elastica externa	Dicke der Faserscheide	Art der Einbettung	Bemerkungen
	in Mikromillimeter				
7,5	1	0,2	0,8	Paraffin	Faserscheide einschichtig.
30	6	1	5,0	-	
40	10,5	1	9,5	-	Faserscheide zweischichtig.
43	10,5	1	9,5	-	Erste Spuren der Löcher in der Elastica als verdünnte Stellen.
49	12	1,5	10,5	-	Beginn der Bildung d. Chordastranges.
51	15	2	13,0	-	Faserscheide dreischichtig.
62	27	2	25,0	-	
83	35	2	33,0	-	Löcher in der Elastica deutlich ausgebildet.
85	43	3	40,0	-	
90	19	3	16,0	Celloidin	Elastica auf der Innenseite querfaserig; vielleicht schon zweiblätterig.
110	37	3,5	33,5	-	
145	38	3,5	34,5	-	
200	72	4	68	-	Elastica deutlich zweiblätterig.

Man ersieht aus der Tabelle, dass die Faserscheide anfänglich sehr rasch in die Dicke wächst, aber zu einer Zeit, wo bereits alle drei Schichten bis zum Ende des Rumpfes reichen, sicherlich noch nicht die Hälfte jener Dicke hat, welche sie bei der Metamorphose nahen Thieren zeigt. Diese Thatsache im Zusammenhalte mit der Zunahme der Länge und des Umfanges der Faserscheide in allen drei Schichten zwingt zu der Annahme, dass die Fibrillen in den äußeren Schichten an Länge und Zahl zunehmen zu einer Zeit, wo die äußere und mittlere längst außer jedem direkten Kontakte mit den Protoplasmakörpern der Chordaepithelzellen sind, von welchen die Schichten der Faserscheide ursprünglich gebildet werden. Ganz Ähnliches gilt auch von der Elastica externa. Ursprünglich von der Chorda als kaum 0,2 μ dickes Häutchen gebildet, wächst dieselbe mit Zunahme der Länge und des Umfanges der Chorda fortwährend in die Dicke bis 4 μ und mehr, obwohl sie längst den direkten Kontakt mit den Chordazellen durch die unterdessen sehr dick gewordene Faserscheide verloren hat. Bei der Elastica könnte man sich allerdings denken, dass die Zellen der skelettbildenden Schicht, mit welchen die Außenseite der Elastica frühzeitig in Kontakt kommt, an dem Wachsthume derselben betheiligt sind; um so mehr, als in späteren Stadien des Wachsthumes erst die besonderen Struktureigenthümlichkeiten der Elastica auftreten, während sie ursprünglich ein vollkommen homogenes Häutchen darstellt. Erst an 4,5 cm langen Thieren zeigen sich die ersten Andeutungen der Löcher als verdünnte Stellen, die sich dann bei 8 cm langen Thieren zu deutlichen Lücken ausgebildet haben. Die Querfasern der Elastica werden nebst Andeutungen eines äußeren Blattes erst bei 9 cm langen Thieren sichtbar; doch konnte ich das äußere Blatt der Elastica mit voller Sicherheit erst an 19—20 cm langen Thieren erkennen. Diese Differenzierungen können nun wohl von den skelettbildenden Mesodermzellen bedingt sein; insbesondere liegt es nahe anzunehmen, dass das äußere Blatt der Elastica skeletogenen Ursprunges sei und daher den Namen einer Cuticula sceleti im Sinne Hasse's verdiene. Das innere, querfaserige Blatt geht aber direkt aus einer allmählichen Umformung der ursprünglich homogenen Cuticula chordae hervor. Die von direktem Zelleneinflusse unabhängige Weiterentwicklung der Cuticula chordae zum inneren Blatte der definitiven Elastica externa lässt sich allerdings nicht streng erweisen. Ich habe aber an einem anderen Objekte, nämlich an der Elastica externa der Teleostier, den Beweis erbracht, dass sie unabhängig von einem direkten Kontakte mit Zellen weiter wachsen muss, weil dieselbe in den späteren Wachsthumsstadien nirgends mit Zellen in Berührung ist und innen von der zellenlosen Faserscheide der Chorda, außen von dem zellenlosen inneren Perioste der Wirbel, beziehungsweise dem zellenlosen inneren Periostbande in der Intervertebralregion bedeckt wird. Dadurch gewinnt auch die Annahme an Sicherheit, dass die Cuticula chordae des Ammocoetes ohne direkte Betheiligung von Zellen weiter wächst und ihre definitive Ausbildung gewinnt.

VIII. Die Bildung und das Wachsthum der leimgebenden Fibrillen und der elastischen Substanz.

Durch die Untersuchung der Entwicklung der Chordascheide wurde nachgewiesen, dass bei Ammocoetes die drei Schichten, aus welchen die Faserscheide sich aufbaut, nach einander von dem Chordaepithele gebildet werden, dann aber noch unter Vermehrung und Verlängerung der Fibrillen weiter wachsen, nachdem sie längst jeden direkten Kontakt mit den Bildungszellen verloren haben. Dieses Resultat ist bezüglich der bisher noch immer dunkeln Frage, wie sich die Bindegewebsfibrillen entwickeln, von wesentlichster Bedeutung und geeignet, die heute vorherrschende Meinung über diesen Gegenstand in einem Hauptpunkte richtig zu stellen. Der neueste Autor, welcher die Histogenese des fibrillären Bindegewebes behandelt, A. Spuler, sucht eingehend darzulegen, dass die Bindegewebsfibrillen im Subcutangewebe und im Nabelstrange direkt aus dem Protoplasma der embryonalen Bindegewebszellen, aus der körnig-fädigen Struktur derselben hervorgehen und unterstützt seine Ansicht durch eine Reihe von offenbar sehr naturgetreuen Abbildungen. Trotzdem halte ich die von Spuler gegebenen, anscheinend plausiblen Deutungen der Befunde nicht für richtig. Die von ihm dargestellten faserigen Ausläufer von Zellen und vollends die netzbildenden Fasern im Inneren der Plasmakörper können wohl kaum Vorstadien von Bindegewebsfibrillen sein, da es ein durchgreifender Charakter der leimgebenden Fibrille ist, dass sie stets gleichmäßig glatt und unverzweigt ist Mindestens fehlt der Beweis, dass diese Fäserchen thatsächlich Vorstadien von leimgebenden Fibrillen sind. Nun würde ja über diesen Beweis hinweggesehen werden können, wenn immer und überall — wo Bindegewebsfibrillen sich entwickeln — diese Entwicklung an Zellen geknüpft wäre, welche faserig differenzirte Plasmakörper und Zellausläufer besitzen, die den unzweifelhaft als solchen erkennbaren leimgebenden Fibrillen parallel laufen. Es ist dies zwar bei einer Reihe von Objekten mehr oder weniger ausgesprochen der Fall, wie beim lockeren Bindegewebe, bei den serösen Häuten, dem Nabelstrange; in gewissem Sinne auch bei den Sehnen und manchen anderen fibrösen Texturen. Es giebt aber ein eklatantes Beispiel der Entwicklung von leimgebenden Fibrillen, welche senkrecht zur Längsrichtung der Bildungszellen stehen, nämlich das Zahnbein. Die Odontoblasten stellen bekanntlich ein einem Cylinderepithele ähnliches Zellenlager dar. Von den Odontoblasten gehen lange Fortsätze in das Zahnbein und kürzere in der entgegengesetzten Richtung gegen die Pulpa ab. Die leimgebenden Fibrillen des Zahnbeines, welche von den Odontoblasten zunächst als unverkalkte Faserlager gebildet werden, laufen aber alle parallel der Pulpaoberfläche, also senkrecht zur Längsrichtung der Odontoblasten. Hier müssen also die Fibrillen in wesentlich anderer Weise entstehen, als die Verfechter der ausschließlich intracellulären Bildung derselben annehmen. Aber auch die Entwicklung der Fibrillen der Chordascheide des Ammocoetes kann nicht auf diese Weise erklärt werden. Das Chordaepithel hat stets den Charakter eines Lagers von polygonalen, sich dicht berührenden Zellen, welche niemals Äste von faseriger Struktur aussenden, oder selbst Fasern in ihrem Inneren differenziren. Wer diese und ähnliche Thatsachen — ich erinnere nur an die Entwicklung der zellenlosen

Faserknochen der Fische, an die erste Entwicklung der Cornea, an gewisse Faserbildungen in Knorpeln, insbesondere der eigenthümlichen Fasern in Rippenknorpeln — beherzigt, wird der seit SCHWANN in mannigfaltigen Varianten immer wieder vorgebrachten Lehre von der direkten Umbildung von Zellen in Bindegewebsfibrillen sich nicht anschließen und die indirekte Entstehung der Fibrillen in einer von den Zellen abgeschiedenen Substanz festhalten. Eine völlig selbständige, gar nicht von Zellen gebildete Intercellularsubstanz als Matrix der Bindegewebsfibrillen, wie einst HENLE, anzunehmen, liegt heut zu Tage kein Grund vor, wohl aber ist die Auffassung, wie sie von KÖLLIKER, ROLLETT und in neuerer Zeit von MERKEL vertreten wird und der zufolge eine von den Zellen abgesonderte Substanz sekundär die Fibrillen bildet, zur Erklärung der einschlägigen Thatsachen geeignet. Dass bei gewissen Bindegewebszellen, wie LWOFF, FLEMMING, REINKE und SPULER fanden, Fibrillen in innigster Berührung mit den oberflächlichsten Schichten des Protoplasmas oder in diesen selbst gelegen sein können, soll damit nicht in Abrede gestellt werden, allein das Wesen der Bildung der leimgebenden Fibrillen ist damit nicht gekennzeichnet. Dass Bindegewebsfibrillen auch außerhalb eines Protoplasmakörpers und zwar in messbarer Distanz von demselben sich bilden können, geht aus den über die Entwicklung der Faserscheide des Ammocoetes mitgetheilten Thatsachen zweifellos hervor, da auf eine andere Weise das Längen- und Dickenwachsthum der äußeren Schichten der Faserscheide nicht zu erklären ist. Eine genauere Vorstellung von dem histogenetischen Vorgange der Fibrillenbildung auf Grund direkter Beobachtung zu geben, ist nun freilich schwierig, und wir sind nach wie vor auf mehr spekulative Erörterungen angewiesen. Die Beobachtung ergiebt, dass die ersten Fibrillen in direktem Kontakte mit den Epithelzellen der Chorda an deren äußerer Oberfläche als cirkulär um die Chorda verlaufende Fäserchen auftreten. Ich habe mich bemüht, mit den stärksten Vergrößerungen an der Oberfläche der Zellen etwa die Bildung der Fibrillen aus Körnchen zu verfolgen, aber stets vergeblich. Man sieht wohl eine feinkörnige Oberfläche der Zellen, welche bei größeren Thieren wie ein gestrichelter Saum erscheint, aber keine Zwischenformen von Körnern und Fasern oder gar eine Ausscheidung von Fibrillen aus dem Zellinnern. Die Fibrillen erscheinen als kontinuirliche', feine, glatte Fädchen, sobald sie überhaupt erkennbar werden. Wenn nun die Faserscheide rein cirkulärfaserig bliebe, so könnte man sich ja vorstellen, dass die Fibrillen Schicht für Schicht direkt von der Oberflächenschicht der Epithelzellen gebildet werden. Aber selbst dann müsste man für die jeweilig äußersten Schichten noch ein nachträgliches Längenwachsthum, entsprechend dem fortwährend zunehmenden Umfange der Chorda annehmen. Denn an eine passive Dehnung der stets gleich dick erscheinenden Fibrille ohne gleichzeitige Substanzaufnahme kann man nicht denken. Nun zeigt sich aber schon bei 5—6 cm langen Thieren im Rumpfe die typische Anordnung der drei Schichten, die nun nicht mehr einfach von innen nach außen wachsen können, sondern selbständig wachsen müssen, mit Ausnahme der innersten, welche allein durch direkt von den Zellen gebildete Fasern sich verdicken und verlängern könnte. In den äußeren Schichten müssen also neue Fasern zwischen den alten entstehen. Über das Wie glaube ich, im Anschlusse an eine schon vor 14 Jahren geäußerte Meinung (3) über die Bildung fibrillärer, doppelbrechender Strukturen an folgenden Vorstellungen festhalten zu sollen. Ich habe damals experimentell nachgewiesen, dass fibrilläre Strukturen künstlich erzeugt werden können, wenn man kolloide Substanzen, wie Eiweiß, Gummi, Schleim, thierischen Leim unter orientirtem Zuge in Alkohol zum Erstarren bringt. Wie ein orientirter Zug in der Richtung der sich bildenden feinen Fäserchen müsste auch ein allseitig senkrecht zur Richtung derselben ausgeübter Druck wirken. Dass bei der Bildung des fibrillären Bindegewebes im Allgemeinen orientirte Zug- und Druckwirkungen eine Rolle spielen, dürfte kaum zu bezweifeln sein und alle Forscher, welche sich mit der funktionellen Struktur der fibrösen Gewebe beschäftigt haben, wie His, W. Roux, H. v. Meyer und sein Schüler Thürler, Solger u. A., sind zu dieser Annahme gekommen. Im Einzelnen gehen die Ansichten freilich ziemlich aus einander und man wird kaum den Zusammenhang zwischen Zugspannung und Richtung der Bindegewebsfibrillen sich nach Thürler so vorstellen dürfen, dass, wie in einem Klumpen Watte Zugkräfte die ungeordneten Baumwollfasern in parallele Bündel bringen können, auch die Bindegewebsfasern durch Zug funktionell orientirt werden. Denn diese Vorstellung würde voraussetzen, dass die bereits entwickelten Fibrillen unter mechanischen Einwirkungen ihre Orientirung erlangen. Viel treffender scheint mir der von W. Roux aus seinen Untersuchungen über die Schwanzflosse des Delphins gezogene Schluss, dass wahrscheinlich zur Fibrillenbildung von außen her erzeugte Zugspannung nöthig sei. Hält man an dieser Vorstellung fest, welche durch die erwähnten Experimente wesentlich gestützt wird, so liegt der Gedanke nahe, dass die leimgebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse von den Zellen gebildet wird, unter dem Einflusse orientirter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird. Wie wir mit Roux bei aller Entwicklung die Momente der Selbstdifferenzirung und der Korrelation aus einander zu halten haben, so können wir auch hier an ein Ineinandergreifen dieses doppelten elementaren Geschehens denken, indem zwar wohl die Bildung der leimgebenden Substanz, nicht aber ihre fibrilläre Ausscheidung als eine rein celluläre von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung wäre. Auf diese Weise lässt sich eine einheitliche Vorstellung darüber gewinnen, warum in dem einen Falle Bindegewebsfibrillen im innigsten Kontakte mit den Zellen, ein anderes Mal aber, wie sicher in unserem Falle, auch weiter entfernt von den Bildungszellen, im Anschlusse an schon vorhandene Fibrillen entstehen, welche aus einer von den Zellen formlos abgeschiedenen Grundsubstanz hervorgehen, warum ferner in der Regel die Bindegewebszellen wegen gemeinsamer Beeinflussung von Zellen und Fasern durch dieselbe Spannung (Zug- oder Druckwirkung) in der Richtung der Fibrillen verlängert, oft mit langen, selbst faserig erscheinenden Fortsätzen erscheinen können, während in anderen Fällen, wo die fibrillär werdende Substanz einer anderen Spannung ausgesetzt ist, als die Zellen, von welchen sie gebildet wird, dies nicht der Fall ist. Gerade diese Ausnahmsfälle sind besonders belehrend, wie sie beim Zahnbeine, z. Th. auch bei den zellenlosen Knochen und bei der Faserscheide der Chorda vorliegen. Beim Zahnbeine existirt während der Bildung wohl zweifellos ein in der Richtung senkrecht zur Oberfläche wirkender Druck, welcher aus dem Widerstande, den die deckenden Gewebe, insbesondere der Schmelz leisten und dem Gegendrucke des wachsenden Zahnbeines resultirt. Dem entsprechend sind die Fibrillen der Oberfläche parallel orientirt. Die Odontoblasten aber, welche gegen die Zahnwurzel in Vermehrung begriffen sind, außerdem selbst wachsen und mit zunehmender Verengerung des Pulpahohlraumes eine kleinere Oberfläche decken, drücken sich gegenseitig parallel der Oberfläche, und erscheinen daher senkrecht zur Fibrillenrichtung verlängert. Hier zeigt sich deutlich, dass die Druckkräfte, welche die Bildungszellen beeinflussen, nicht zugleich auch die Richtung der Fibrillen bestimmen. Die Richtung der letzteren wird vielmehr von den Druckkräften bestimmt, welche die von den Zellen ausgeschiedene Substanz beeinflusst. Ähnliche, aber bezüglich der Zug- und Druckwirkungen schwieriger zu übersehende Verhältnisse liegen nun auch bei der Chordascheide vor. Dass die Faserscheide in der Längsrichtung des Thieres in einer sehr starken positiven Längsspannung (Druck in der Längsrichtung) steht, geht aus der sehr bedeutenden Verlängerung hervor, welche sie beim Isoliren erfährt; eine gleichzeitig bestehende tangentiale negative Querspannung (Zug in cirkulärer Richtung) ergiebt sich aus der Querkontraktion, welche die Chordascheide beim Aufschlitzen jedes Mal erfährt. Diese Zug- und Druckspannungen werden einerseits durch die umgebenden Gewebe, andererseits durch das Ausdehnungsbestreben der Chorda bedingt, welches letztere sich am Querschnitte eines Thieres mit bereits unerregbarer Muskulatur als Vorquellen der Chorda aus der Schnittebene — mit Ausnahme des Chordastranges — bemerkbar macht. Dass in der Chorda, außer der positiven Längsspannung, auch eine quer tangentiale positive Spannung an der Oberfläche besteht, welche jener der Chordascheide entgegengesetzt ist, schließe ich aus dem Polarisationsbilde, indem die Chorda im Querschnitte ein optisch-positives, die Faserscheide aber ein optisch-negatives Kreuz giebt. Es spricht Alles dafür, dass die geschilderten mechanischen Bedingungen bereits in dem Zeitpunkte vorhanden sind, wo unter der Cuticula chordae (Elastica externa) die erste Spur der Faserscheide erscheint. Damit würde sich ohne Weiteres erklären, dass die von den Chordaepithelzellen zuerst ausgeschiedene, formlose, leimgebende Substanz eine rein cirkulär verlaufende Faserlage bildet, wie es thatsächlich der Fall ist, und dass im Laufe des Wachsthums die Chordaepithelzellen allmählich den herrschenden Druckverhältnissen entsprechend zu Cylinderzellen werden, deren Längsachse senkrecht zu der Richtung der von ihnen gebildeten Fibrillen steht. Was aber einer mechanischen Erklärung große Schwierigkeiten bereitet, ist die allmähliche Umbildung der Faserscheide in ein System von drei Faserschichten von welligem Verlaufe und abwechselnd entgegengesetzter Richtung der Fasern. Ich kann nur im Allgemeinen die Vermuthung aussprechen, dass diese sekundäre Faserverschiebung auf ungleiche Wachsthumsvorgänge, in den die Chorda umgebenden Organsystemen, insbesondere des Centralnervensystemes, der Muskeln etc., welche ihrerseits wieder das Wachsthum der skelettbildenden Theile und die Chorda selbst beeinflussen, zurückzuführen sei. Die Chorda selbst ist im Rumpfe der Cyclostomen ein nach allen Radien symmetrischer Cylinder und eben so ist das Chordaepithel am ganzen Umfange der Chorda gleich beschaffen. In der Chorda selbst findet man nur bei Acipenser bei größeren Thieren deutliche Anzeichen eines bilateral-symmetrischen Baues, von dem aber mindestens bezweifelt werden muss, ob er die Folge eines Selbstdifferenzirungsvorganges der Chorda ist, oder nicht vielmehr ebenfalls Folge der Wachsthumsvorgänge in den die Chorda umhüllenden Geweben. Die eigenthümlichen dorsalen und ventralen Nahtlinien, in welchen die Hauptbiegungen der Faserschichten der Chordascheide liegen, entsprechen genau der Medianebene des Thieres, welche zugleich die bilaterale Symmetrieebene ist und es ist daher wahrscheinlich, dass Vorgänge, welche das Gesammtwachsthum des Thieres betreffen, auch die Faserbiegungen in der Chordascheide veranlassen. Dürfte man sich vorstellen, dass nach der ersten Bildung der äußeren Faserschicht das Gesammtwachsthum des Thieres in der Medianebene von vorn nach hinten rascher erfolgt, als in den Seitentheilen, so müsste auch die Chordascheide in der Medianebene rascher nach rückwärts sich verlängern, als in den Seitentheilen und es würden sich dann die nach vorn konkaven Einbiegungen der Fasern in den beiden Hauptnähten erklären und die Seitennähte würden sich als eine einfache Folge der Hauptbiegungen ergeben, indem das Längenwachsthum der Chorda von vorn nach hinten seitlich gleichsam zurückbleibt. Würde die so gewonnene Biegung der Fasern nun beim weiteren Wachsthume erhalten, indem die Vermehrung und Verlängerung derselben unter neuen mechanischen Bedingungen geschieht, so wäre die Entstehung der Faserbiegungen in der äußeren Faserschicht auf korrelative Wachsthumsvorgänge zurückgeführt. Für die entgegengesetzten Faserbiegungen der mittleren Schicht der Faserscheide müsste nun zur Zeit der Bildung derselben ein stärkeres Wachsthum der Seitentheile des Thieres gegenüber der Medianebene vorhanden sein und endlich, bei der Ausbildung der inneren Schicht, wieder das Umgekehrte. Dass ein derartiges ungleiches Vorschreiten im Gesammtwachsthume des Thieres im Allgemeinen stattfindet, kann man bei Betrachtung der Myomeren kaum bezweifeln. Ursprünglich als rein quere Stücke angelegt, bilden später die Muskelsepten schräg nach hinten umgelegte Abtheilungen, welche analoge dorsale und ventrale Nahtlinien aufweisen, wie die Faserscheide der Chorda. Weit entfernt die Entstehung der Faserbiegungen der Chordascheide im Einzelnen erklären zu wollen, glaube ich doch, dass die allgemeine, und nur der Klarheit wegen in eine speciellere Fassung gebrachte Vorstellung, es handle sich um einen korrelativen Wachsthumsvorgang, begründet ist. Die Thatsache, dass die einmal bei jungen Thieren angelegten Faserschichten unter Erhaltung ihrer geometrischen Ähnlichkeit in die Länge und in die Dicke wachsen, nöthigt ferner — bei Festhalten der dargelegten Vorstellungen — zu der Annahme, dass die in Folge von korrelativen Wachsthumsvorgängen in den einzelnen Schichten der Faserscheide aufgetretenen kleinen Spannungsdifferenzen, unbeschadet der stets bestehenden quer tangentialen negativen Hauptspannung, dauernd bleiben und in Folge dessen die Verlängerung der Fibrillen durch neu eingelagerte leimgebende Substanz und die Neubildung von solchen in der einmal gegebenen Richtung fortwährend durch dieselbe Spannung in denselben Schichten aufrecht erhalten bleibe.

Während man der eben in Bildung begriffenen leimgebenden Substanz die Eigenschaft zuschreiben muss, unter Einwirkung einer orientirten Spannung fibrillär zu werden, kann man für die elastische Substanz diese Eigenschaft im Allgemeinen nicht annehmen. Wie über die Genese der leimgebenden Fibrillen, bestehen auch über das Entstehen der elastischen Substanz die widersprechendsten Ansichten, bezüglich der Beziehungen der Zellen und der elastischen Fasern. Ohne speciell auf die hierüber vorliegende Litteratur einzugehen, möge hier nur einiger bemerkenswerther Thatsachen bezüglich der Elastica externa der Chordascheide gedacht sein. Wenn Kölliker noch in der fünften und sechsten Auflage seiner Gewebelehre bezweifeln konnte, ob dieselbe aus einem ursprünglichen Fasernetze hervorgehe oder sofort als geschlossene Membran auftrete, so kann nach den Untersuchungen Hasse's, welche ich bestätigen kann, kein Zweifel darüber sein, dass die Elastica externa des Ammocoetes direkt als ein vollständig homogenes, der Chorda dicht anliegendes Häutchen, nach Art einer Cuticula auftritt. Diese erste Anlage geschieht zu einer Zeit, wo eine Sonderung von vacuolisirten Chordazellen und Chordaepithel noch nicht eingetreten ist; ein Stadium, das bei den kleinsten von mir untersuchten 7—8 mm langen Thieren nur mehr am Schwanze sich fand. Die Cuticula chordae tritt zunächst als ein äußerst feines Häutchen, das allmählich dicker wird, auf. So lange die Cuticula den äußersten Chordazellen direkt aufliegt, kann man darüber im Zweifel sein, ob dieselbe eine Ausscheidung der Zellen sei, oder einer oberflächlichen Umwandlung des Protoplasmas seine Entstehung verdanke. Ist aber einmal die Faserscheide in Bildung begriffen, so ist die Cuticula durch diese von ihren Bildungszellen getrennt und kann daher nicht mehr durch direkte Metamorphose von Zellprotoplasma der Bildungszellen weiterwachsen. Trotzdem nimmt die

Cuticula chordae fortwährend an Dicke zu, wie aus der Tabelle II, p. 509 zu entnehmen ist, wächst natürlich auch mit Zunahme der Länge und Dicke der Chorda in die Fläche und gewinnt erst ganz allmählich die definitive Ausbildung zur Elastica externa. Diese Ausbildung besteht in dem Auftreten der anfänglich fehlenden Löcher und der querfaserigen Struktur, endlich in dem Auftreten einer zweiten äußeren Lamelle. Da man die Umwandlung der Cuticula chordae zur inneren Lamelle der Elastica externa Schritt für Schritt verfolgen kann, so kann man wohl nicht daran zweifeln, dass diese Lamelle durch eigenes Wachsthum, ohne direkte Berührung mit den Bildungszellen ihre definitiven Struktureigenthümlichkeiten erlangt und dass die Vermehrung der elastischen Substanz, welche in letzter Linie allerdings von Zellen stammen muss, in einem flüssigen Vorzustande von der Membran assimilirt und zu elastischer Substanz umgewandelt wird. Da zu der Zeit, wo die Cuticula chordae durch die sich bildende Faserscheide von der Chorda abgedrängt wird, bereits Mesodermzellen die Chorda umwuchert haben, könnte man vermuthen, dass nun diese Mesodermzellen, welche der Elastica von außen anliegen, das weitere Wachsthum derselben durch direkte Zellmetamorphose veranlassen. Es liegen aber keine Thatsachen vor, welche einen solchen Wechsel der Matrix für die Cuticula chordae wahrscheinlich machen würden und die früher erwähnten Erfahrungen, welche man bei Knochenfischen machen kann, bei welchen die Elastica externa in späteren Entwicklungsstadien fortwächst, obwohl sie von beiden Seiten von vollkommen zellenlosen Geweben bedeckt wird, sprechen entschieden zu Gunsten eines selbständigen Wachsthums der Elastica. Die sich differenzirenden spindelförmigen Fasern der inneren Lamelle stehen mit der äußeren Schicht der Faserscheide in innigstem Kontakt und folgen im Verlaufe den Faserbiegungen dieser Schicht, wodurch eine gegenseitige Abhängigkeit der Weiterentwicklung der Elastica und der Faserscheide wahrscheinlich wird in dem Sinne, dass die Vorstufe der elastischen Substanz eben so, wie die der leimgebenden, wohl aus derselben Quelle, dem Chordaepithele, bezogen wird, aber die Ausscheidung elastischer Substanz nur im Kontakte mit bereits vorhandener erfolgt. Es können aber mitten zwischen den leimgebenden Bündeln noch nachträglich elastische Fasern ausgeschieden werden, wie das Vorkommen solcher Fasern bei Petromyzon marinus und Myxine in der äußeren Faserschicht beweist. Bei Petromyzon marinus sind auch in der inneren Faserschicht, knapp am Chordaepithele elastische Fasern, die ganz jenen gleichen, welche man durch Kochen und Maceriren aus der Elastica externa isoliren kann. Und doch müssen diese Fasern in einem weit späteren Zeitpunkte, als die ersteren ihre Entstehung aus den oberflächlichen Zellen der Chorda genommen haben. Während demnach die innere Lamelle der Elastica externa, sowie die elastischen Fasern der Faserscheide ihre Entstehung von der Chorda nehmen, ist für die äußere Lamelle der Ursprung aus den skelettbildenden Zellen sehr wahrscheinlich. Hierfür spricht ihr spätes Auftreten und die längsfaserige Struktur, welche bezüglich des Faserverlaufs mit dem angrenzenden skeletogenen Bindegewebe, nicht aber mit jenem der Chordascheide übereinstimmt. Dazu kommt noch, dass vielfach Fasern, welche mit der äußeren Lamelle der Elastica fest zusammenhängen, in das skelettbildende Gewebe eindringen. Genaueres über das erste Auftreten dieser Lamelle konnte ich nicht ermitteln.

Wenn in dem Vorhergehenden der Versuch gemacht wurde, den Beweis zu erbringen, dass bei der Entwicklung der Chordascheide der Cyclostomen eine extracelluläre Neubildung von leimgebenden Fibrillen stattfindet und die Gründe aus einander gesetzt wurden, welche dafür sprechen, dass bei der Bildung und Orientirung der Fibrillen ein rein mechanisches Moment — orientirte Spannung — eine wesentliche Rolle spiele, so bin ich mir wohl bewusst, dass diese Auseinandersetzungen mit der herrschenden Gedankenrichtung der Mehrzahl der Histologen sich in Widerspruch befinden. Die Sturm- und Drangperiode der Histologie, in welcher die physikalische Richtung die dunkelsten Erscheinungen organischer Entwicklung auf chemische Processe, Vorgänge der Krystallisation, Osmose etc. zurückzuführen hoffte, ist längst vorüber und der unwissenschaftliche Begriff der Lebenskraft, der bereits abgethan zu sein schien, lebt unter der Fahne der Neovitalisten wieder auf. Kein Wunder, wenn auf eine Periode kühnen, im Großen aber erfolglosen Ansturmes, eine Zeit der Ernüchterung und der Reaktion folgte, als die fortschreitende Forschung immer tieferen Einblick in die verwickelte Struktur der Zelle und die ungeahnt komplicirten Vorgänge bei der Zeugung und Entwicklung gewährte und damit zugleich die Unmöglichkeit klar machte, Entwicklung, Wachsthum und Differenzirung der Organismen ohne Weiteres auf ein einfaches chemisch-physikalisches Geschehen zurückzuführen. Die formativen Leistungen des Eies und der Zelle wurden so, trotz aller, auf vielen Gebieten erfolgreichen Anstrengungen der Physiologie, die Erscheinungen des Lebens auf chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen, zu elementaren Vorgängen eigener Art, die man als Thätigkeitsäußerungen der lebenden Substanz vorläufig kaum weiter zu analysiren, geschweige denn auf einfache chemisch-physikalische Erscheinungen zurückzuführen vermag. Die von Geschlecht zu Geschlecht vererbbare Struktur eines Organismus vom Größten bis ins Kleinste, die erfahrungsgemäß auf keine andere Weise entsteht, und die Fähigkeit der Strukturelemente, zu wachsen, sich durch Theilung zu vermehren und zu assimiliren, sind für die heutige Generation die charakteristischen Attribute der lebenden Substanz, und irgend ein Versuch, die Bildung einer organischen Struktur direkt auf ein physikalisches Geschehen zurückzuführen, geräth in Gefahr, eben so belächelt zu werden, wie etwa die Annahme, es könne eine Zelle aus einer formlosen Flüssigkeit entstehen. Und doch bleibt der alte Grundgedanke, dass die letzten Ursachen alles Geschehens in der organischen und unorganischen Welt dieselben sind, noch immer berechtigt, und wir befänden uns auf einem todten Punkte, wenn die formativen Leistungen des Protoplasmas als etwas schlechthin Gegebenes, mit keinerlei Erscheinungen der leblosen Natur Vergleichbares betrachtet werden müssten.

Nach dem Früheren kommt der Bindegewebsfibrille jedenfalls die Fähigkeit, in die Länge zu wachsen, zu, und zwar nicht in der Art eines Krystalles, sondern durch Intussusception, durch Aufnahme neuer Theilchen leimgebender Substanz zwischen die alten. Man könnte nun denken, dass die Neubildung von Fibrillen durch Längstheilung der bereits vorhandenen geschehe und da andererseits der Annahme in unserem Falle nichts im Wege steht, dass die ersten Fibrillen durch direkte Bildung aus der Oberflächenschicht der Chordaepithelzellen hervorgehen, so würde damit den herrschenden Anschauungen besser Genüge geschehen als durch die früher aufgestellten Annahmen. Da darüber, ob die Fibrillen sich theilen oder nicht durch direkte Beobachtung keine Entscheidung getroffen werden kann, weil Anfang und Ende der Fibrillen, sobald sie einmal da sind, nicht mehr verfolgt werden können, wird vielleicht mancher Leser diese Vorstellung als immerhin mögliche und in die herrschenden Lehren von der Strukturbildung besser passend bevorzugen. Mir scheint aber die Annahme, dass das Vorstadium der leimgebenden Substanz zwar ein celluläres Produkt, die Bildung der Fibrillen aber erst durch das Vorhandensein einer orientirten Spannung hervorgerufen werde, desshalb den Vorzug zu verdienen, weil sie direkt begreiflich macht, dass die Bindegewebsfibrille sofort in einer der funktionellen Aufgabe entsprechenden Richtung in die Erscheinung tritt. Wie W. Roux ausführlich in einer seiner Hauptarbeiten entwickelte, ist die funktionelle Anpassung und Auslese unter den Elementartheilen ein wesentliches Moment zur Erhaltung und Vervollkommnung der Organismen und die Fähigkeit der lebenden Substanz auf normale Reize in einer für den Organismus zweckmäßigen Art zu reagiren, ist eine eben so allgemeine Eigenschaft desselben, wie das Vermögen, zu assimiliren. Es muss als eine zweckmäßige Einrichtung erscheinen, wenn bei den Wirbelthieren im Laufe der phyletischen Entwicklung immer vollkommener sich Zellen — Bindegewebszellen, Fibroblasten — ausgebildet haben, welche im Stande sind, eine Substanz abzuscheiden, die den mechanischen Bedingungen und dem funktionellen Bedürfnisse entsprechend zu den zugfesten Bindegewebsfibrillen oder zu den in Kombination mit Kalksalzen druckfesten Knochen- und Zahnbeinfibrillen sich umwandelt, ohne dass für die richtige Orientirung der Fasern besondere Vorrichtungen im Plasma der Bildungszellen nothwendig wären.

Die Erfahrungen, welche man über die Bildung elastischer Substanz an den Chordascheiden der Fische sammeln kann, lassen eben so vermuthen, dass dieselbe ein funktionell gezüchtetes Ausscheidungsprodukt der Bindegewebszellen ist, dessen vielgestaltige Formen nicht von einer direkten plastischen Thätigkeit der Bildungszellen, sondern von den mechanischen Bedingungen abhängt, unter welchen es der Aufgabe, Verschiebungen der Gewebe durch Elasticitätswirkung wieder auszugleichen, am besten genügt.

Vahrn in Tirol, im September 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. P. Bujor, Contribution à l'étude de la Metamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Revue Biologique du Nord de la France. T. III. 1891.
2. C. Claus, Über die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden Elastica. Anzeiger der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Kl. Jahrg. 1894. p. 118.
3. V. v. Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Leipzig, 1882.
4. —— Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole. Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CIII. p. 162. 1894.

5. V. v. Ebner, Über den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyclostomen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CIV. p. 7. 1895.
6. —— Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Myxine nebst weiteren Bemerkungen über die Chorda von Ammocoetes. Ebenda. p. 124.
7. —— Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Acipenser. Ebenda. p. 149.
8. —— Über den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus Ebenda. p. 199.
9. —— Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Ebenda. Bd. CV. p. 1. 1896.
10. —— Über die Chordascheiden der Fische. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der zehnten Vers. in Berlin 1896. Herausgegeben von K. v. Bardeleben in Jena.
11. W. Flemming, Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internationale Beiträge zur wissensch. Medicin. Festschrift für R. Virchow I. Abth. 1891.
12. H. Gadow and Miss E. C. Abbott, On the evolution of the vertebral column of fishes. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. CLXXXVI. p. 163. 1895.
13. C. Gegenbaur, Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus etc. Jenaische Zeitschr. für Medicin und Naturwiss. Bd. III. 1867.
14. —— Über das Skelettgewebe der Cyclostomen. Ebenda. Bd. V. 1870.
15. C. Hasse, Die Entwicklung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.
16. —— Die Entwicklung der Wirbelsäule der Cyclostomen. Ebenda.
17. J. Henle, Allgemeine Anatomie. 1841.
18. W. His, Die Häute und Höhlen des Körpers. Akademisches Programm. Basel 1865.
19. H. Klaatsch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Morphologisches Jahrbuch Bd. XIX. 1892. Bd. XX. 1893. Bd. XXII. 1895.
20. A. Kölliker, Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandl. der phys.-med. Gesellschaft in Würzburg. Bd. X. 1860.
21. —— Handbuch der Gewebelehre. 5. Auflage. Leipzig 1867.
22. —— Handbuch der Gewebelehre. 6. Auflage. I. Bd. Leipzig 1889.
23. C. Kupffer, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXV. 1890.
24. F. Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
25. —— Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.
26. B. Lwoff, Über die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitzungsber. d. kais. Akademie der Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XCVIII. p. 184. 1889.
27. —— Vergleichend anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. de la Société Imp. des Naturalistes de Moscou. 1887. Nr. 2.
28. J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. II. Theil. I. Abth. Halle 1824.

29. Fr. Merkel, Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. der anatom. Ges. in Basel 1895. p. 41.
30. Hermann v. Meyer, Der Mechanismus der Kniescheibe. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1880.
31. Joh. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. I. Theil. Abhandl. d. k. Akademie der Wissensch. zu Berlin aus dem Jahre 1834. Berlin 1836.
32. Wilh. Müller, Beobachtungen des pathologischen Institutes in Jena. I. Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. f. Med. und Naturwissensch. VI. Bd. 1871.
33. K. Nägeli und S. Schwendener, Das Mikroskop. 2. Auflage. Leipzig 1877.
34. K. Pérépelkine, Sur la structure de la notocorde de la lamproie. Bull. de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou. T. LIII. 1. 1878.
35. H. Rathke, Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1825.
36. F. Reinke, Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. XLIII. 1894.
37. G. Retzius, Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda. Arch f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1881.
38. A. Rollett, Das Bindegewebe. Handbuch der Lehre von den Geweben. Herausg. v. S. Stricker. Leipzig 1871.
39. —— Über die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz. 1872.
40. Wilh. Roux, Der Kampf der Theile im Organismus 1880. und Gesammelte Abhandlungen etc. Bd. I. Leipzig 1895. p. 135: Der züchtende Kampf der Theile oder die Theilauslese im Organismus.
41. —— Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. I. Struktur eines hochdifferenzirten bindegewebigen Organs, der Schwanzflosse des Delphins. Arch. f. Anatomie und Phys. Anat. Abth. 1883 u. Ges. Abhandl. Bd. I. p. 450.
42. J. Schaffer, Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis etc. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
43. A. Schneider, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
44. Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen etc. Berlin 1839.
45. B. Solger, Über die Architektur der Stützsubstanzen. Leipzig 1892.
46. A. Spuler, Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. Habilitationsschrift. Wiesbaden 1896.
47. L. Thürler, Studien über die Funktion des fibrösen Gewebes. Dissertation. Zürich 1884.
48. C. Vogt und E. Yung, Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie. II. Bd. Braunschweig 1889—94.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

In sämmtliche Figuren, welche aufgeschlitzte Stücke von Chordascheiden darstellen, ist der gegen den Kopf des Thieres liegende Schnittrand nach oben orientirt. In diesen Figuren bedeutet *d* dorsale, *v* ventrale Nahtlinie, *r* rechte, *l* linke Seitennaht.

Tafel XXIV.

Die sämmtlichen Abbildungen dieser Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, welche unter dem polarisirenden Mikroskope bei gekreuzten Nicols mit eingelegter Gipsplatte Roth I. O. sich befanden. Allgemeine Bezeichnungen: *PP*, Polarisationsebene des Polarisators; *AA*, Polarisationsebene des Analysators; *mm*, erste Mittellinie der Gipsplatte (Additionsrichtung für optisch positive Substanzen, wenn sie mit der optischen Achse dieser Linie parallel orientirt sind).

Fig. 1. Faserscheide der Chorda von einem 15 cm langen Ammocoetes, beiläufig 9 cm vom Rostrum entfernt. Innenseite nach oben gekehrt. Vergr. 7$^1/_2$. Frisch in Wasser.

Fig. 2. Faserscheide der Chorda von einem 13,5 cm langen Ammocoetes, 10,5 cm vom Rostrum (3,5 cm vor der Schwanzspitze). Ansicht von innen. In der Mitte erfolgt die Verschiebung der Wellenbiegungen der beiden Faserschichten. Dasselbe Präparat ist in Fig 18, Taf. XXV in gewöhnlichem Lichte abgebildet. Vergr. 7$^1/_2$. Frisch in Wasser.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Chordascheiden eines 20 cm langen Petromyzon fluviatilis. *E*, Elastica externa; *Äu* Äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide; *Che*, Chordaepithel; *Ch*, blasige Zellen der Chordagallerte. Vergr. 160. Alkoholpräparat.

Fig. 4. Querschnitt der Chorda von einem 52 cm langen Acipenser ruthenus. Frisches Präparat. Der Querschnitt des Chordabandes senkrecht zur ersten Mittellinie der Gipsplatte orientirt. Vergr. 7$^1/_2$.

Fig. 5. Links Querschnitt, rechts Längsansicht eines frisch ausgepressten Chordastückes von einer 22 cm langen Myxine glutinosa. *Chs*, Chordastrang. Vergr. 7$^1/_2$.

Fig. 6. Faserscheide der Chorda von einer 30 cm langen Myxine glutinosa beiläufig 3 cm vom Rostrum. Frisch in Wasser. In der oberen Hälfte des Gesichtsfeldes ist die Innenseite nach oben gewendet; in der unteren Hälfte des Gesichtsfeldes dasselbe Präparat, wie es sich bei Orientirung der Außenfläche nach oben darstellt. Vergr. 7$^1/_2$.

Tafel XXV.

Fig. 7—18 Ammocoetes branchialis, Fig. 19—25 Petromyzon marinus.

Fig. 7. Querschnitt durch die Schwanzregion der Chorda von einem 19 cm langen Ammocoetes. Fixirung in Osmiumsäure und Kaliumbichromat. *R*, Rückenmark; *S*, skelettbildendes Gewebe; *E*, Elastica externa; *F*, Faserscheide; *Che*, Chordaepithel; *Ch*, Chordagallerte mit dem kleinzelligen Chordastrange in der Mitte. Vergr. 35.

Fig. 8. Frontalschnitt durch die Kopfchorda eines 4,3 cm langen Ammocoetes, *E*, Elastica externa; *F*, Faserscheide mit Spalten zwischen den Bündeln; *Che*. Chordaepithel; *Ch*, blasige Chordazellen. Fixirung in Pikrin-Sublimat. Lackpräparat, Hämatoxylinfärbung. Vergr. 600.

Fig. 9. Querschnitt von der Rumpfchorda eines 9,3 cm langen Ammocoetes. *F*, innerer Theil der Faserscheide; *Che*, Chordaepithel, Fetttröpfchen enthaltend; *Ch*, blasige Chordazellen. Fixirung in Osmiumsäure-Kaliumbichromat. Präparat in Wasser. Vergr. 600.

Fig. 10. Elastica externa von Ammocoetes durch Kochen isolirt und mit

Azalein gefärbt. Die horizontalen Fasern verlaufen quer an der Innenfläche, die vertikalen longitudinal an der Außenfläche. Vergr. 150.

Fig. 11. Isolirte Fasern aus der Elastica externa von Ammocoetes. Präparat zuerst 5 Stunden im zugeschmolzenen Glasrohr auf 120° erhitzt und dann ungefähr ein Jahr im zugeschmolzenen Rohre aufbewahrt. Vergr. 120.

Fig. 12. Kopfende einer durch Maceration in Wasser isolirten Chorda von einem 12,5 cm langen Ammocoetes. Vergr. 10.

Fig. 13. Stück der Faserscheide eines Ammocoetes von innen gesehen. Präparat in Wasser. Vergr. 250.

Fig. 14. Sagittaler Längsschnitt durch die Elastica externa eines 19 cm langen Ammocoetes. MÜLLER'sche Flüssigkeit. Hämatoxylin-Eosin. Lackpräparat. *Sc*, skelettbildende Schicht; *E*, Elastica externa aus zwei Blättern bestehend, deren inneres querfaseriges theilweise von der Fläche sich zeigt. Vergr. 180.

Fig. 15, 16 u. 17. Aufgeschnittene und durch Maceration in Wasser isolirte Faserscheide eines 15 cm langen Ammocoetes von innen gesehen. Um die Verlaufsrichtung der Faserung in den auf einander folgenden Schichten deutlich zu machen, wurde jede Schicht für sich dargestellt. *A* äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide. Fig. 15 1 cm, Fig. 16 7 cm, Fig. 17 9 cm vom Rostrum. Vergr. 7½.

Fig. 18. Zweischichtige Faserscheide aus der Schwanzregion eines 13,5 cm langen Ammocoetes 10,5 cm vom Rostrum. Region der Umkehr der Faserbiegungen in den beiden Schichten. Zu vergleichen mit Fig. 2. Vergr. 7½.

Fig. 19. Querschnitt durch den äußeren Theil der Chordascheiden von Petromyzon marinus. Alkohol, Hämalaun. *Sc*, skelettbildende Schicht; *E*, Elastica externa aus zwei fast schwarz gefärbten durch eine lichtere Kittmasse verbundenen Blättern bestehend. Der inneren Lamelle liegen zwei kurze spindelförmige elastische Fasern an. *F*, äußerer Theil der Faserscheide. Vergr. 180.

Fig. 20. Querschnitt durch die Chordascheiden eines in Alkohol gehärteten Petromyzon marinus. Präparat in Wasser. *E*, Elastica externa; *A* äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide. Vergr. 300.

Fig. 21. Querschnitt durch die innerste Schicht der Faserscheide und des angrenzenden Chordagewebes von Petromyzon marinus. Alkohol, Hämalaun. *I*, kurze elastische Fasern an der Innenfläche der Faserscheide (Elastica interna); *Che*, Chordaepithel. Vergr. 180.

Fig. 22. Flächenansicht eines isolirten Stückes der Faserscheide von Petromyzon marinus aus der Umgebung der ventralen Nahtlinie. Die Stauchungslinien der Fibrillen longitudinale Fasern vortäuschend. Alkoholpräparat in Wasser. Vergr. 180.

Fig. 23. Mit Essigsäure isolirtes Stück der Elastica externa von Petromyzon marinus von innen. Rechts oben eine Längsfalte, an welcher man die trichterförmige Erweiterung der Löcher an der Innenfläche, sowie die Vorsprünge der Querfasern an der Innenfläche sieht. Rechts unten eine Querfalte. Vergr. 180.

Fig. 24. Aufgeschlitztes Chordarohr eines 40 cm langen Petromyzon marinus nach Entfernung der Chorda frisch von innen gesehen. Mitte des Rumpfes. Vergr. 7½.

Fig. 25. Durch Maceration isolirte Chordascheide eines 40 cm langen Petromyzon marinus. Stück aus der Mitte des Rumpfes aufgeschlitzt und von innen gesehen. Vergr. 7½.

Tafel XXVI.

Fig. 26—28 Petromyzon, Fig. 29—34 Myxine, Fig. 35—42 Acipenser.

Fig. 26. Nach mehrtägiger Maceration in Wasser isolirtes Stück Chordascheide vom Rumpfe eines Petromyzon marinus in der Außenansicht. Reste der Elastica externa insbesondere im Bereiche der Nahtlinien in Form von unregelmäßigen Flecken.

Fig. 27. Ähnliches Präparat wie das vorhergehende. Fig. 27*a* unmittelbar nach der Präparation, Fig. 27*b* nach Dehnung des Präparates in der Querrichtung. Vergr. 7½.

Fig. 28. Isolirtes Stück der Rumpfchorda eines durch Jahre in verdünntem Alkohol konservirten 20 cm langen Petromyzon fluviatilis. Außenansicht. In der Gegend der Nahtlinien mehrere longitudinale Stauchungslinien. Vergr. 10.

Fig. 29. Frontalschnitt durch die Chordascheiden in der Kiemenregion von Myxine glutinosa. Fixirung in Pikrinsäure. Färbung nach van Gilson. Lackpräparat. *E*, Elastica externa, *A*, äußere, *M*, mittlere, *I*, innere Schicht der Faserscheide; *Ch*, Chorda mit den Kernen des Chordaepithels. Die schwarzen Punkte in der äußeren Schicht der Faserscheide entsprechen den Durchschnitten elastischer Fasern. Vergr. 340.

Fig. 30. Elastica externa von Myxine glutinosa durch Kochen in Essigsäure isolirt. Vergr. 150.

Fig. 31. Elastica externa von Myxine mit kalter Essigsäure isolirt. Rechts eine Längsfalte. Vergr. 150.

Fig. 32. Isolirtes Stück der Faserscheide von einem 30 cm langen Exemplare von Myxine glutinosa, 9 cm vom Rostrum. Ansicht von innen. Vergr. 7½.

Fig. 33 u. 34. Stücke der Faserscheide von derselben Myxine wie Fig. 32. Darstellung wie in Fig. 15—18. Fig. 33 26 cm vom Rostrum, Fig. 34 zweischichtige Faserscheide des Schwanzendes. Vergr. 7½.

Fig. 35. Ausgeschnittener Sektor eines frisch isolirten Chordacylinders von Acipenser Ruthenus. *Chb*, Chordaband an der konkaven Seite; *Che*, Chordaepithel an der konvexen Seite. Vergr. etwa 4½.

Fig. 36. Schema einer ringförmigen Lamelle der Chordafaserscheide von Acipenser. Lamelle von der Kopfseite gesehen. *v*, ventrale, *d*, dorsale, *rS*, rechte, *lS*, linke Seitennaht. Die Ziffer *1* entspricht dem in Fig. 39, die Ziffer *2* dem in Fig. 40 dargestellten radialen Längsschnitte der Chordascheide. Zu vergleichen mit diesen letzteren Figuren. Etwa 10malige Vergrößerung.

Fig. 37. Stück der isolirten Faserscheide vom Rumpfe eines 52 cm langen Acipenser ruthenus. Außenseite. Vergr. 7½.

Fig. 38. Stück der isolirten Faserscheide von demselben Thiere wie Fig. 37, aber 10 cm vor der Schwanzspitze. Vergr. 7½.

Fig. 39 u. 40. Radiale Längsschnitte durch die Chordascheide des Rumpfes von demselben Thiere im Bereiche der Ventralnaht (Gegend *1* der Fig. 36) und der linken Seitennaht (Gegend *2* der Fig. 36). Formalinpräparate. *E*, Elastica externa; *F*, Lamellen der Faserscheide; *Che*, Chordaepithel und anhängende blasige Chordazellen. Vergr. 30.

Fig. 41. Isolirte und von der Fläche gesehene Lamelle aus einem radialen Längsschnitte durch die Faserscheide eines 52 cm langen Acipenser ruthenus. *A*, äußere der Elastica externa, *I*, innerer dem Chordaepithele zugewendeter Rand der Lamelle. Hämatoxylinpräparat. Vergr. 30.

Fig. 42. Stück aus dem mittleren Theile eines radialen Längsschnittes durch die Faserscheide von Acipenser ruthenus, an welchem theils quer, theils schräg durchschnittene Bündel zu sehen sind. Formalinpräparat. Vergr. 450.

Fig. 43. Chordaepithelzellen mit anhängender Faserscheide aus der hinteren Rumpfregion eines 44 mm langen Ammocoetes. *a*, Stück der Faserscheide von der Fläche mit drei anhängenden Epithelzellen mit facettenartigen Eindrücken von den entfernten Nachbarzellen. *b*, Stück der Faserscheide im Profil gesehen; darunter Epithelzellen und anhängende vacuolisirte Chordazellen. Präparat aus Müller's Flüssigkeit. Vergr. 700.

Fig. 44. Isolirte Chordascheide aus dem Schwanze einer 55 mm langen Froschlarve (Rana esculenta). Ansicht von außen. Die Elastica externa *E* theilweise zerrissen. Präparat in Wasser. Elastica in Azalein gefärbt. Vergr. 100.

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien.

Von

Dr. Richard Hesse,
Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XXVII und XXVIII und 3 Figuren im Text.

In der folgenden Arbeit will ich den Bau des Plathelminthenauges darzulegen versuchen. Doch habe ich nicht alle Gruppen dieses Stammes gleichmäßig berücksichtigt. Vielmehr bildet eine genaue Besprechung der Sehorgane bei allen mir zugänglichen tricladen Turbellarien die Grundlage meiner Untersuchungen. Aus den übrigen Ordnungen habe ich nur einzelne Thiere ausgewählt, und mich bei dieser Wahl zum Theil durch die Erreichbarkeit des Materials, zum Theil durch den Vorgang früherer Untersucher leiten lassen. Da ich bei diesen Stichproben stets das gleiche Princip im Augenbau fand, wie es mir bei den Tricladen entgegengetreten war, so konnte ich mich mit der Untersuchung so weniger Arten begnügen; denn wenn schon bei den scharf getrennten verschiedenen Ordnungen dieselben Grundzüge im Aufbau der Sehorgane wiederkehrten, so durfte ich das gleiche mit großer Wahrscheinlichkeit auch bei den einander nahe stehenden Gattungen innerhalb derselben Ordnungen erwarten. Außer den Tricladen untersuchte ich Vertreter der Rhabdocölen und der Polycladen, ferner der monogenetischen Trematoden und endlich der Nemertinen.

Technisches: Die Untersuchungen wurden am unverletzten lebenden Thiere, an Zupfpräparaten und an Schnitten ausgeführt. Wo es nicht ausdrücklich anders angegeben ist, sind die Schnitte von Material gemacht, das in Sublimat oder in Sublimat-Eisessig (3:1) fixirt wurde; zur Färbung der Schnitte benutzte ich Hämalaun nach Paul Mayer und die Hämatoxylin-Eisenfärbung nach Benda (vgl. Rawitz, Leitfaden für histiologische Untersuchungen. 2. Aufl. p. 73. Nr. 57).

I. Die Augen der tricladen Turbellarien.

Der Untersuchung des Auges der Tricladen habe ich, wie erwähnt, den breitesten Raum gewidmet und alle mir zugänglichen Formen dazu herangezogen. Die im Folgenden behandelten Arten sind: Planaria torva M. Schultze, Pl. alpina Dana, Pl. vitta Dug., Pl. gonocephala Dug., Pl. polychroa O. Schm., Pl. lugubris O. Schm., Dendrocoelum lacteum Müll., Dendr. punctatum Pall., Polycelis tenuis Ijima, Pol. cornuta O. Schm., Gunda ulvae Oerst. und Rhynchodemus terrestris Müll.

Von diesen Arten verdanke ich Dendrocoelum punctatum der Güte des Herrn Dr. A. Collin in Berlin; Gunda ulvae überließ mir freundlichst Herr Dr. H. Heider in Gehlsdorf bei Rostock; Planaria polychroa sammelte ich in Wiesengräben zwischen Weißenfels und dem Dorfe Markwerben, an dem von Osk. Schmidt angegebenen Fundorte; die übrigen Arten habe ich alle in der näheren und ferneren Umgebung von Tübingen gefunden.

Ein Blick auf die früheren Angaben über die Augen der Tricladen muss uns überzeugen, wie sehr die Kenntnis dieser Organe seither noch im Argen lag. Bei richtigen Befunden über die einzelnen Theile fehlte es an der Einsicht über die Verbindung derselben zu einem Organismus, der für unsere morphologischen und physiologischen Vorstellungen begreifbar war. Vor Allem aber schienen die Augen einzelner Arten von denen der anderen durchaus abweichend gebaut zu sein — dies gilt insbesondere von den Polycelisaugen im Gegensatz zu denen der übrigen Tricladen. Ich glaube hier zunächst ein befriedigendes Bild vom Aufbau der einzelnen Augen geben zu können — und andererseits ist es mir gelungen, einen gemeinsamen Grundzug für alle Tricladenaugen aufzufinden und im Einzelnen zu begründen.

Alle Tricladenaugen zeigen sich für die äußere Betrachtung zunächst als schwarze Punkte, die bei zweiäugigen Formen schon mit bloßem Auge, mehr oder weniger nahe dem Vorderende des Körpers, wahrgenommen werden, bei den vieläugigen Polycelis dagegen sich erst bei der Untersuchung mit der Lupe zeigen und den Vorderrand sowie die vorderen Hälften der Seitenränder einnehmen. Die zwei »Augenpunkte« der zweiäugigen Arten sind bei dunkel gefärbten Formen von einem hellen Hof umgeben, der meist kreisrund, bisweilen länglich ist und dadurch zu Stande kommt, dass an dieser Stelle im Körperparenchym unter der Basalmembran das Pigment fehlt. In diesem Hofe liegen die dunkeln Punkte nahe der Peripherie medianwärts; wenn man den hellen Hof mit der Cornea, den dunkeln Punkt darin mit Iris und Pupille eines menschlichen Auges vergleicht, so bekommt man in Folge der excentrischen Lage der schwarzen Flecke den Eindruck eines nach innen schielenden Augenpaares, ein Vergleich, den zuerst O. SCHMIDT anwandte. Die dunklen Punkte sind jedoch nicht solid, sie sind schalen- oder becherförmig ausgehöhlt; die Öffnungen der Becher sind nach außen gerichtet, und die Becherachsen stehen nahezu senkrecht zur Medianlinie, mit geringer Abweichung nach vorn und oben, so dass sie mit einander fast eine gerade Linie bilden. Nur bei Rhynchodemus terrestris ist die Richtung der Pigmentbecher eine andere (Fig. 13): die Achsen derselben sind hier nicht nach der Seite, sondern etwas schräg nach vorn gerichtet, so dass sie sich in der Verlängerung unter ziemlich spitzem Winkel schneiden würden.

Diese Pigmentbecher sind für die Lichtwahrnehmung als solche ohne Belang; sie stehen nicht mit Nerven in Verbindung. Ihre Bedeutung ist lediglich die einer Blendvorrichtung, die nur gewissen Strahlen gestattet, zu den in dem Becher geborgenen lichtwahrnehmenden Endtheilen des percipirenden Apparates zu dringen; hierdurch wird es dem Thiere möglich, über die Richtung der wahrgenommenen Lichtstrahlen eine Vorstellung zu bekommen, je nachdem diese das eine oder andere oder beide Augen treffen.

Die excentrische Lage der Augenpunkte in dem hellen Hofe ist natürlich auch durch die Richtung bedingt, nach der die Öffnung des Pigmentbechers sieht: durch das Pigment des Bechers hindurch können keine Strahlen einwirken, also ist nach dem Boden des Bechers zu ein heller Hof unnöthig, der Boden liegt daher am Rande des hellen Hofes. — Dass die Becheröffnungen nach der Seite und nicht nach oben gerichtet sind, hängt offenbar mit der Lebensweise der Süßwasserplanarien zusammen. Ihr Aufenthalt ist am Tage gewöhnlich ein derartiger, dass das Licht von der Seite her zu ihnen gelangt: sie sitzen oder kriechen auf der Unterseite von Steinen oder Blättern, die meist wagerecht gestellt sind und somit alle von oben kommenden Lichtstrahlen abhalten, so dass nur von den Seiten her Licht zutritt.

Auch die dunkeln »Augenpunkte« der vieläugigen Polycelis sind Pigmentbecher; sie sind nicht von einem hellen Hofe umgeben; doch ist der Körperrand, an dem sie liegen, viel ärmer an Pigment als die Rückenfläche, ja oft fast ganz frei davon.

Die »Augenpunkte« liegen stets unterhalb der Basalmembran im Körperparenchym, mehr oder weniger weit von jener entfernt. Bei Kontraktionen der benachbarten Muskelfasern können sie daher kleine Verschiebungen ihrer Lage erleiden, die durch die helle Umrandung auffällig werden. Solche Bewegungen der Augen hat schon O. F. Müller (35) beobachtet.

Der wahrnehmende Theil des Auges liegt etwa zur Hälfte vor, zur anderen Hälfte in dem Pigmentbecher und zeigt in seinem Bau bei den verschiedenen Arten beträchtliche Verschiedenheiten. Nach der Einrichtung dieses Apparates kann man die oben aufgeführten Tricladen in mehrere Gruppen theilen: für die erste Gruppe, bei der sich die einfachsten Bildungen finden, wähle ich Planaria torva als Vertreter; eine zweite Gruppe schließt sich an Dendrocoelum lacteum an; ihr steht auch Rhynchodemus nahe, wenn er auch seine Eigenheiten zeigt; die dritte Gruppe schart sich um Planaria gonocephala.

Die älteren Forscher beschränken sich darauf, von den Tricladenaugen zu sagen, dass sie aus einem Pigmentbecher mit Inhalt bestehen. Erst Leydig (30) machte genauere Angaben über einzelne Besonderheiten dieses Inhaltes. Da solche eingehendere Untersuchungen zu verschiedenen Ergebnissen führen mussten, je nachdem den Forschern die eine oder andere Art vorlag, so werde ich die bezüglichen Angaben erst bei der Besprechung der einzelnen Gruppen berücksichtigen.

A. Gruppe der Planaria torva.

Die *Augen von Planaria torva* (Fig. 1—3) liegen ziemlich weit vom Vorderende des Thieres entfernt, so dass ihr hinterer Rand etwa senkrecht über dem Vorderrande des Gehirns steht. Sie sind unterhalb der Epidermis im Körperparenchym gelegen, sind jedoch nur durch eine dünne Gewebsschicht von der Basalmembran getrennt (Fig. 1). Das Epithel zeigt über dem Auge, so weit der helle Hof reicht, eine etwas andere Beschaffenheit als in der Nachbarschaft; es ist ein wenig niedriger und hat nur vereinzelte Stäbchen, während solche in der Umgebung sehr zahlreich sind.

Das Auge selbst setzt sich zusammen aus dem percipirenden Theile und dem Pigmentbecher, der den ersteren zum großen Theile in sich fasst. — Der percipirende Theil des Auges, der natürlich den wesentlichsten Bestandtheil desselben ausmacht, besteht aus drei etwas in die Länge gezogenen Zellen, die parallel zu einander und zu der Achse des Bechers liegen, also mit ihrer Längsachse horizontal und senkrecht zur Medianebene des Thieres stehen. Diese Zellen sind so angeordnet, dass zwei nach hinten, senkrecht über einander liegen, während die dritte sich ihnen vorn so anschmiegt, dass sie beide gleichmäßig berührt; Fig. 3 zeigt diese Lage im Querschnitt. So weit die Zellen im Pigmentbecher stecken, erscheinen sie etwas zusammengepresst; wo sie heraustraten, schwellen sie ein wenig an. Ein Schnitt durch die beiden hinteren Zellen ist in Fig. 1, einer durch die vordere in Fig. 2 wiedergegeben.

Die Kerne der Zellen sind groß, nahezu rund oder eirund; sie enthalten ein deutliches Kernkörperchen und feinkörniges Chromatin, das ihnen ein granulirtes Aussehen giebt; sie sind an gefärbten Präparaten etwas heller als die Kerne der umgebenden Gewebszellen. Die Kerne liegen im distalen Theile der Zellen, außerhalb des Pigmentbechers. Am distalen, der Hinterwand des Pigmentbechers abgekehrten Ende ziehen sich die Zellen in dünne Fortsätze aus, die scharf nach unten umbiegen und um den unteren Rand des Pigmentbechers herum gegen das Gehirn ziehen: sie bilden zusammen den Augennerven, der somit aus drei gesonderten Nervenfasern besteht. Auf Querschnitten fallen diese Theile nur selten alle in die Schnittebene, so dass unter zahlreichen Schnitten nur wenige diese Verhältnisse deutlich zeigen.

Das Plasma dieser Zellen besitzt einen ausgesprochen fibrillären Bau, und zwar laufen die Fibrillen, dicht mit einander verfilzt, in der Längsrichtung der Zellen. Ein ganz eigenartiges Verhalten zeigt das proximale Ende der Zelle, so weit es vom Pigmentbecher umhüllt ist. Hier fällt auf gefärbten Schnitten ein schmaler Streifen des Randes schon bei schwacher Vergrößerung durch dunkle Färbung auf: es scheint der Zelle eine kappenförmige Hülle von dichter Substanz aufzusitzen. Wendet man stärkere Vergrößerung an, so erkennt man, dass dieser dunkle Saum fein quergestreift erscheint, und dass er sich zusammensetzt aus kleinen, palissadenartig neben einander stehenden Stiftchen. Es lässt sich nun an günstigen Schnitten deutlich wahrnehmen, dass sich jedes dieser Stiftchen in ein dünnes Plasmafäserchen fortsetzt (Fig. 1); diese Fäserchen lassen sich in der Nähe der Stiftchen getrennt verfolgen und verfilzen sich weiterhin; sie sind es, die den fibrillären Zellleib zusammensetzen. Ich bin der Ansicht, dass sie, ohne zu verschmelzen, durch die Zelle hindurchgehen und den Nervenfaden bilden.

Somit bestehen die Sehzellen des Auges von Pl. torva aus fibrillärem Plasma mit einem großen Kern; die Fibrillen des Plasmas laufen gegen das nach innen zu gekehrte Ende der Zelle und schwellen dort jede zu einem Stiftchen an; die Stiftchen sind alle gleich lang und bilden, dicht neben einander stehend, eine äußere dichtere Zone der Zelle.

Bei weniger gut konservirten Objekten hat sich bisweilen die Stiftchenkappe etwas von der Zelle abgehoben; dabei reißt ein Theil der Fäserchen, und die übrigen sind dann um so deutlicher in Verbindung mit den Stiftchen zu sehen.

Wenn man ein frisches Auge von Planaria torva zerzupft und unter dem Deckgläschen zerdrückt, so beobachtet man eine merkwürdige Erscheinung. Man sieht nämlich den im Pigmentbecher geborgenen Theil der Sehzellen deutlich röthlich gefärbt; in günstigen Fällen lässt sich nachweisen, dass dieses Roth auf den Stiftchensaum beschränkt ist. Lässt man das Objekt länger unter dem Mikroskope liegen, so verschwindet die Farbe nach und nach. Es liegt die Vermuthung nahe, dass wir hier einen Stoff vor uns haben, der dem Sehpurpur der Wirbelthieraugen entspricht.

Der Pigmentbecher besteht nicht aus regellos angehäuften Pigmentkörnchen; dieselben sind vielmehr in einer Zelle angesammelt; fast stets konnte ich auf Schnitten durch ein Auge den Kern dieser Pigmentbecherzelle finden (Fig. 2 *pbk*), nie habe ich mehr als einen Kern gesehen. Die Zelle ist fast ganz mit Körnchen eines dunkelbraunen Pigmentes gefüllt, die sich besonders dem Innenrande der Zelle dicht anlegen, an der äußeren Seite weniger dicht liegen und daher keine so scharfe Grenze bilden, doch kann man auf Schnitten auch die äußere Zellgrenze bisweilen deutlich als feine Linie verfolgen (Fig. 2). Der Kern liegt im äußeren Theile der Zelle an einer pigmentfreien Stelle, die häufig etwas nach außen aufgetrieben ist (Fig. 3). Diese sonderbar geformte Zelle bildet also einen vollkommenen Becher mit etwas nach innen greifenden Rändern. Dabei schmiegt sich die Pigmentzelle den Enden der Sehzellen dicht an, und presst sich in die Winkel ein, in denen die einzelnen Sehzellen an einander stoßen (Fig. 1 und 3).

Maße: Länge der Sehzellen (bis zum Abgang des Nervenfortsatzes): 35 μ; Größe des Kernes: 7×10 μ; Höhe des Stäbchenrandes: 4 μ; Öffnung des Pigmentbechers: 33 μ; innere Tiefe des Pigmentbechers: 20 μ.

Eine ähnliche Zusammensetzung wie das Auge von Planaria torva zeigen die Augen bei Planaria alpina und Planaria vitta.

Bei *Planaria alpina* finden wir die Augen etwa in der gleichen Lage wie bei Planaria torva. Ihr Bau weicht nur in geringen Einzelheiten von dem des Torva-Auges ab: Auch hier finden wir drei Sehzellen, die mit ihrem etwas verschmälerten proximalen Ende in dem einzelligen Pigmentbecher stecken und deren andere Enden sich zu Nervenfasern ausziehen und die Verbindung mit dem Gehirn herstellen; der Pigmentbecher schmiegt sich eben so wie dort den Sehzellen dicht an (Fig. 4). Die Zellen aber sind, eben so wie der Pigmentbecher, hier wesentlich kleiner als bei Planaria torva. Als weiterer Unterschied fällt vor Allem auf, dass an den mit Sublimat vorbehandelten gefärbten Präparaten keine Stiftchen am inneren Ende der Sehzellen zu erkennen sind; es scheint dort eine gewisse Differenzirung vorhanden zu sein, sie hebt sich jedoch nicht durch stärkere Färbbarkeit von dem übrigen Zellleibe ab. Der Zellleib selbst zeigt deutlich faserigen Bau. Der Augennerv verläuft etwas nach hinten und innen dem Gehirne zu.

An einem Stück von Planaria alpina bemerkte ich auf einer Seite ein überzähliges Auge, das nur eine Sehzelle besaß; das andere Auge dieser Seite hatte dafür nur zwei Sehzellen anstatt drei, so dass wir es offenbar mit einer Theilung eines normalen dreizelligen Auges zu thun haben.

Das *Auge von Planaria vitta* unterscheidet sich mehr als das vorige von dem der Planaria torva. Schon in seiner Lage zeigt es eine beträchtliche Abweichung: es liegt ziemlich weit unter der Epidermis, durch eine dicke Gewebsschicht von derselben getrennt, und dabei sehr nahe am Gehirn, von dem es nur etwa 5 μ entfernt ist (Fig. 5). Diese Lage erinnert sehr an diejenige, die sich bei den rhabdocölen Turbellarien gewöhnlich findet. Eine andere Besonderheit besteht darin, dass der ganze percipirende Apparat, so weit ich erkennen konnte, aus nur einer Zelle besteht; an dieser Zelle konnte ich, wie bei Planaria alpina, einen Stiftchensaum nicht nachweisen. Die Sehzelle steckt mit ihrem proximalen Ende in einem flachen, einzelligen Pigmentbecher; dieser hat auf Schnitten Halbmondform: die konkave Seite des Halbmondes ist mit Pigmentkügelchen erfüllt, die konvexe ist davon frei und enthält den Kern (Fig. 5 *pbk*). Das distale Ende der Sehzelle zieht sich zu einem Nervenfaden aus, der als Sehnerv die kurze Verbindung mit dem Gehirn herstellt.

Eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit dem Torva-Auge finde ich bei dem *Auge von Gunda ulvae*: Lage, Zahl und Anordnung der Sehzellen, Gestalt und Einzelligkeit des Pigmentbechers, Alles ist hier wie bei Planaria torva. Einmal fand ich auf Querschnitten durch das Auge vier Sehzellen (Fig. 6). An den Sehzellen findet sich auch die Stiftchenkappe; doch färben sich die Stiftchen, bei gleicher Behandlung der Präparate, nicht stärker als das übrige Plasma, wie bei Torva, sondern bleiben blassblau wie jenes; trotzdem kann man sie aber mit guten Vergrößerungen erkennen.

Schließlich lassen sich zu dieser Gruppe noch die *Augen der Polycelis-Arten* (Fig. 7—9) stellen; wenn sie auch in ihrem Bau etwas abweichen, so gehören sie doch hierher wegen der geringen Zahl und der Gestalt der Elemente, die den percipirenden Apparat zusammensetzen.

Über Zahl und Lage der »Augen« bei Polycelis finden sich schon bei früheren Untersuchern genauere Angaben, so dass ich mich kurz fassen kann: die Augen stehen am vorderen Körperrande und den vorderen Hälften der seitlichen Ränder in wechselnder, ziemlich beträchtlicher Anzahl. — Der lichtwahrnehmende Theil eines Auges besteht bisweilen aus einem einzigen Elemente, meist jedoch aus zweien oder dreien. Dieselben sind dann häufig so angeordnet wie bei Planaria torva, was der Querschnitt durch ein Einzelauge (Fig. 9) zeigt. Auch hier sind diese Elemente von zelliger Natur; der zugehörige Zellkern jedoch ist nicht leicht zu erkennen, und nur an wenigen günstigen Schnitten gelang es mir, den im Pigmentbecher steckenden Theil der Sehzelle weiter zu verfolgen, wie er sich um den Rand des Bechers herumbiegt und in dem umgebogenen Stücke den Kern enthält (Fig. 7 *szk*). Den weiteren Verlauf der Nervenfaser bis zum Centralorgan vermochte ich nicht zu verfolgen. Der im Pigmentbecher steckende Theil der Sehzellen trägt an seinem Ende eine Kappe aus feinen Stiftchen; man kann dies Verhalten an Sublimatpräparaten nicht deutlich erkennen, wohl aber an den sonst ungünstigeren, mit Pikrinschwefelsäure vorbehandelten Objekten (Fig. 8 *sti*). — Es kann kein Zweifel sein, dass die Sehzellen vollkommen denjenigen der Planaria torva entsprechen, von denen sie sich hauptsächlich durch die starke Einknickung ihres Zellkörpers unterscheiden.

Der Pigmentbecher ist zellig, und zwar besteht er aus einer einzigen Zelle; er legt sich den Theilen der Sehzellen, die er umfasst, dicht an, und man kann daher an den Einbuchtungen seiner inneren Ränder auf Schnitten die Zahl der Sehzellen deutlich erkennen (Fig. 7). Der Kern (Fig. 8 *pbk*), und häufig der ganze äußere Theil der Zelle, sind frei von Pigmentkörnchen.

Die Augen der Planarien, die ich in dieser Gruppe vereinigt habe, sind, mit Ausnahme der Polycelis-Augen, wenig untersucht worden, obgleich gerade ihr Bau von außerordentlicher Einfachheit ist. Über das Auge von Planaria torva giebt F. F. SCHULZE (38) an, dass es »aus drei kugeligen Theilen zusammengesetzt scheine«. — LANG (27), der das Auge von Gunda segmentata untersucht hat, ist sich »über den Bau desselben nicht ganz klar geworden«. Der Pigmentbecher beherbergt im Inneren eine lichtbrechende Substanz, in der LANG Kerne anzunehmen geneigt ist, wenn er schon keine gefunden hat. Vor der Öffnung des Bechers, von der lichtbrechenden Substanz durch eine scharfe Grenzlinie getrennt, liegt eine gestreifte Masse, die das Aussehen eines Nerven hat und hier und da Kerne enthält; sie geht ohne Grenze in den unter dem Auge verlaufenden Sehnerven über. Es lässt sich aus dieser Beschreibung wenig entnehmen für eine Vergleichung mit meinen Befunden an Gunda ulvae; nur fand ich dort bei etwas schrägen Schnitten ebenfalls die im Pigmentbecher liegende Substanz am Becherrande durch eine scharfe Linie begrenzt. — Das Auge von Gunda ulvae hat WENDT (40) untersucht; seine Angaben beschränken sich aber darauf, dass im Inneren des Pigmentbechers »drei linsenartige, stark lichtbrechende Körper« (unsere Sehzellen) zu unterscheiden seien. Über die Augen von Planaria alpina und vitta finde ich keine Angaben. — Die Augen von Polycelis sind zuerst von LEYDIG (30) näher untersucht, der an ihnen eine »helle, sehr weiche Innensubstanz« erkannte. Nach CARRIÈRE (8) bestehen sie aus drei Theilen: einer homogenen hyalinen Kugel, die den Innenkörper bildet, einer aus losen Körnchen bestehenden Pigmentschale und einer hellen halbkugeligen Zelle, die der Pigmentschale von außen anliegt. CARRIÈRE sagt zwar, dass diese Zelle oft theilweise in Pigmentkörner eingebettet sei, kommt jedoch nicht zu der Erkenntnis, dass umgekehrt die Pigmentkörnchen in dieser Zelle liegen, und dass die Zelle den Becher bildet, der nur auf seiner Innenseite mit Pigmentkörnchen erfüllt, außen davon frei ist. Die »Doppelaugen«, d. h. Augen mit mehreren »Innenkörpern«, glaubt er durch Verschmelzung von einfachen Augen entstanden. Dem widerspricht aber die Einzelligkeit des Pigmentbechers, die ja auch durch CARRIÈRE's Beobachtungen bestätigt wird. Später (9) ist CARRIÈRE geneigt, alle drei Theile zusammen als eine Zelle zu betrachten, »deren vorderer peripherer Theil Pigment, deren centraler oder axialer den hyalinen Innenkörper abgeschieden hat«. Die um das Auge herumliegenden Kerne deutet er als Kerne von Ganglienzellen. — Besser erkannte IJIMA (22) den Bau des Polycelis-Auges: es treten Fasern in die Pigmentschale ein und endigen hier in einem Kolben; stets liegen mehr als zwei Kolben in einer Pigmentschale. Nervöse Elemente kann er vor dem Auge nicht unterscheiden. IJIMA ist der richtigen Erkenntnis am nächsten gekommen; aber auch er weiß nichts von der Zellennatur der »Kolben« mit ihren Fasern. — Zu der Gruppe der Torva-Augen gehören vielleicht auch die Augen der Geoplana Spenceri, die von DENDY (10) beschrieben sind: »sie bestehen aus einem vorn weit offenem blumenkronenartig getheilten Pigmentbecher und einer Linse mit einem Zellkerne, sind also einzellig« (citirt nach dem Neapler Zoolog. Jahresbericht für 1890).

B. Gruppe von Dendrocoelum lacteum.

Bei *Dendrocoelum lacteum* (Fig. 10—12) liegen die Augen dem Vorderende nahe; dadurch sind sie von dem weiter hinten gelegenen Gehirne abgerückt und mit ihm durch einen ziemlich langen (0,22 μ) Sehnerven verbunden (Fig. 10). Wie allgemein, so finden wir auch hier einen percipirenden Apparat, der zum Theil von einem Pigmentbecher umgeben ist.

Der wahrnehmende Theil des Auges weist hier einen bei Weitem zusammengesetzteren Bau auf als bei Planaria torva. Wir sehen den Pigmentbecher angefüllt mit einer Anzahl flaschen- oder keulenförmiger Gebilde, die meist der Augenachse parallel laufen (Fig. 11 *sk*); ich werde sie als Sehkolben bezeichnen. Auf einem Querschnitt durch ein Auge zählte ich deren 32. Auf Schnitten sind sie an den mit Pikrinschwefelsäure vorbehandelten Präparaten am besten in ihrem Aufbau zu erkennen (Fig. 12): sie zeigen entweder am ganzen Umfang ihres breiteren Theiles, oder nur an einem Rande und im proximalen Abschnitte einen dunkler färbbaren Rand. Mit starker Vergrößerung nimmt man wahr, dass sich dieser Rand aus feinen Stiftchen aufbaut, die dicht neben einander liegen; er gleicht darin dem Rande, den wir auf Schnitten durch die Sehzellen von Planaria torva gefunden haben; wie dort setzt sich auch hier jedes Stiftchen in ein feinstes Fäserchen fort, und diese Fäserchen vereinigen sich in der Mittellinie zu einem stärkeren Strange, der gegen das dünne äußere Endstück des Kolbens hinzieht; letzteres besteht aus nichts Anderem als den vereinigten Fäserchen, die von den Stiftchen des proximalen Theiles herkommen. Macht man einen Querschnitt durch einen Sehkolben (Fig. 12 *c*), so sieht man einen von einem dunkeln Rande umgebenen hellen Raum mit einem dunkeln Fleck, dem Querschnitt des Faserstranges, in der Mitte; dieser besteht aus dicht gedrängten Pünktchen, den Fibrillenquerschnitten, und rings vom Rande her verlaufen feine Fäserchen gegen ihn hin.

Zerzupft man das Auge eines frischen Thieres oder bringt den percipirenden Theil durch Druck und Verschieben des Deckgläschens aus dem Pigmentbecher, so sieht man, dass die Sehkolben im frischen Zustande eine hellrothe Farbe zeigen, wie Leydig (30) zuerst gesehen hat. Nach meinen Erfahrungen an Planaria torva bin ich zu der Annahme geneigt, dass auch hier die rothe Färbung auf den Stiftchenüberzug beschränkt ist; doch konnte ich eine entsprechende Beobachtung bei der Schwierigkeit und Kleinheit des Objektes nicht machen.

Das verdünnte Ende der Sehkolben verlängert sich als Faser über den Becherrand hinaus und biegt sich nach unten oder seitlich um. Die Menge der Fasern, die hier dicht gedrängt verlaufen und sich theilweise durchkreuzen, ruft den Eindruck einer verfilzten Masse hervor. Bestimmte Richtungen der Fasern sind nur dann zu erkennen, wenn eine Anzahl derselben in die Schnittrichtung fällt (Fig. 10 oben); das geschieht nicht oft, und so muss man viele Schnitte durchsuchen, um sich eine Vorstellung vom Verlaufe dieser Fasern zu verschaffen. Man findet dann, dass sie in Zellen übergehen, die in größerer Menge nach unten und hinten (gegen das Gehirn zu) vom Pigmentbecher liegen (Fig. 10 und 11 *sz*).

Diese Zellen haben eine gestreckte Gestalt und einen verhältnismäßig großen Kern; sie ziehen sich auf der dem Gehirn zugekehrten Seite in eine feine Faser aus: diese Fasern setzen den Sehnerven zusammen und verlaufen zum Gehirn (Fig. 10). Jede der erwähnten Zellen ist also einerseits durch eine Faser mit dem Gehirn verbunden, auf der anderen Seite geht sie in einen dünnen Fortsatz über, der in den Augenbecher eintritt und dort kolbenartig anschwillt.

Wir haben somit an einer solchen Zelle im Grunde genommen die gleichen Theile wie an den Sehzellen von Planaria torva: einen deutlich fibrillären Abschnitt, der innerhalb des Augenbechers liegt und an seiner Peripherie mit Stiftchen besetzt ist, deren jedes mit einem Fäserchen in Verbindung steht; den außerhalb des Augenbechers gelegenen kernhaltigen Abschnitt, und endlich die von diesem zum Gehirn verlaufende Nervenfaser. Nur sind die Theile hier weit mehr aus einander gezogen als bei Planaria torva. Aber auch dafür fehlt es uns nicht an einer Erklärung: wären die Zellen so kurz und dick wie bei Planaria torva, so würde durch die Vereinigung so zahlreicher Zellen, wie sie in das Dendrocoelum-Auge eingehen, der Umfang des Pigmentbechers außerordentlich gewachsen, seine Tiefe aber die gleiche geblieben sein; für die nach der Mitte zu gelegenen Kolben wäre dadurch die abblendende Wirkung der Seitenwände des Pigmentbechers nichtig geworden. Dagegen ist die langgestreckte Gestalt der Zellen vorzüglich geeignet, die Vereinigung möglichst vieler Zellenden in einem verhältnismäßig wenig umfangreichen Pigmentbecher zu ermöglichen. So hängt wohl die Entstehung dieser besonderen Gestalt eng mit der Vermehrung der Sehzellen zusammen.

Für jene Anhäufung von Zellkörpern, die am unteren hinteren Becherrand gelegen ist, wurde von früheren Forschern (LEYDIG, CARRIÈRE) der Name Ganglion opticum gebraucht. Wir haben es hier aber mit ausgesprochenen Sinneszellen zu thun; man würde dieses Gebilde durch eine solche Benennung in die gleiche Reihe stellen mit Anhäufungen von Zellen, die lediglich eine fortleitende und verbindende, jedoch keine wahrnehmende Funktion besitzen. Wenn wir einen der gebräuchlichen Namen hier in Anwendung bringen wollten, so müssten wir diese Zellen mit ihren im Pigmentbecher steckenden Fortsätzen als Retina, das fälschlich sogenannte Ganglion opticum aber als einen Theil der Retina bezeichnen. Hertwig (20) wendet auch den Ausdruck »Retina« hier an. Ich halte es jedoch für gut, von einer Retina nur bei bildwahrnehmenden Augen zu sprechen und trage daher Bedenken, diesen Namen in einem Falle zu gebrauchen, wo eine Bildwahrnehmung höchst unwahrscheinlich ist, wie ich unten näher ausführen werde. Will man aber jene Zellkörper besonders bezeichnen, so würde vielleicht der Name Sehzellenknoten am passendsten sein.

Bei Dendrocoelum lacteum konnte ich auch an einer günstigen Schnittreihe den Sehnerven in das Gehirn verfolgen: er dringt in der Fortsetzung seiner vorherigen Richtung ziemlich weit als kompaktes Faserbündel in das Gehirn ein, wo er sich unter den dorsal gelegenen Ganglienzellen hinzieht (Fig. 10).

Der Pigmentbecher besteht wie bei Planaria torva aus einer einzigen Zelle, welche theilweise mit Pigmentkörnchen erfüllt ist. Stets konnte ich einen, aber auch nur einen Kern im Hintergrunde des Pigmentbechers nachweisen: die Dicke der plattgedrückten gewölbten Zelle nimmt an der Stelle, wo der Kern liegt, merklich zu, wobei eine Vorwölbung des Plasmas nach innen oder außen entsteht (Fig. 11). Der Kern liegt stets an der äußeren Seite des Bechers und ist von einer kleinen Menge pigmentfreien Plasmas umgeben; man kann in dieser Gegend die Zellbegrenzung deutlich erkennen. — Die Ränder des Pigmentbechers sind meist ein wenig nach innen gebogen, so dass seine Mündung einen geringeren Durchmesser besitzt als seine größte Weite im Lichten beträgt.

Maße: Durchschnittlich betragen: Durchmesser der Becheröffnung 46 μ; größte Weite des Pigmentbechers im Lichten 50 μ; Tiefe des Pigmentbechers 28 μ. Die Stiftchen der Sehkolben sind etwa 2 μ hoch.

Von *Dendrocoelum punctatum* stand mir leider nur ein Stück zur Verfügung, das einfach in Alkohol gehärtet war. Doch konnte ich daran Folgendes mit genügender Sicherheit wahrnehmen: die Augen dieses Thieres gleichen denen von Dendrocoelum lacteum in der Gestalt der Sehkolben und in der Lage der zu diesen gehörenden Zellkörpern; dagegen unterscheiden sie sich von jenen zunächst durch ihre bedeutendere Größe — wie eine Vergleichung der unten gegebenen Maße mit denen von lacteum zeigt —, dann durch die weit beträchtlichere Zahl der Sehkolben, und schließlich dadurch, dass der Pigmentbecher nicht einzellig, wie bei lacteum, sondern aus zahlreichen kleinen Zellen zusammengesetzt ist, die epithelartig neben einander stehen. Damit hängt es zugleich zusammen, dass die Wände des Pigmentbechers hier merklich dicker sind als bei Dendrocoelum lacteum (8—13 μ gegen 3,5 μ).

Maße: Durchmesser der Becheröffnung 120 μ; größte Weite des Pigmentbechers im Lichten 140 μ; Tiefe des Pigmentbechers 53 μ.

Das Auge von Dendrocoelum lacteum wurde von LEYDIG (30) abgebildet und kurz beschrieben; innerhalb des Pigmentbechers findet er einen »Innenkörper«, der »durch blassrothen Anflug und streifige Beschaffenheit den Nervenstäbchen im Auge der Arthropoden entspricht«; auch die Anhäufungen der Sehzellkörper beschreibt er als zwei birnförmige Ganglien, welche dem Auge als Grundlage dienen, und giebt sie auf seiner Abbildung wieder. — CARRIÈRE (8) erkannte die Zusammensetzung des Pigmentbecherinhaltes aus kolbenförmigen Gebilden, die sich in Fasern fortsetzen; diese Fasern treten in den vor dem Auge gelegenen faserigen Theil des Ganglion opticum ein; die Außenschicht dieses Ganglions enthält Kerne, die wahrscheinlich zu Ganglienzellen gehören. — IJIMA (22) schildert ebenfalls das »Ganglion opticum«, von dem aus unregelmäßige dicke Stäbe in den Pigmentbecher eintreten; dort sollen sie sich spalten und hier und da mit einander verschmelzen, eine Beobachtung, die ich nicht bestätigen konnte und die wohl durch ungenügende Konservirung des Materials zu erklären ist; einen Zusammenhang der Stäbe mit den Fasern des Ganglion opticum kann er nicht wahrnehmen.

Der Gruppe der Dendrocölenaugen schließe ich anhangsweise die *Augen von Rhynchodemus terrestris* (Fig. 13—15) an. Wenn sie auch in einzelnen Punkten von jenen abweichen, so gleichen sie ihnen doch in der Beschaffenheit der Sehzellen und der Lage der Sehzellenkörper.

Die Augen von Rhynchodemus terrestris liegen nahe dem Vorderende dieses Wurmes und sind verhältnismäßig klein. In der Einleitung erwähnte ich schon, dass hier die Augenachsen nicht senkrecht zur Medianebene stehen, sondern nahezu einander parallel verlaufen und nach hinten unter spitzem Winkel konvergiren, so dass die Pigmentbecher mit ihrer Öffnung nach vorn und etwas seitlich sehen (Fig. 13).

Der Bau der Augen ist hier weit schwieriger zu erkennen als bei den anderen Tricladen. Ich habe die Augen von 16 Stücken nach guter Konservirung an lückenlosen Schnittserien untersucht, und würde wohl kaum ein klares Bild von ihrer Zusammensetzung bekommen haben, wenn mir nicht die Kenntnis der gleichen Gebilde von verwandten Arten bei der Verknüpfung meiner Befunde zu Hilfe gekommen wäre.

Der wahrnehmende Theil des Auges schließt sich in seinem Aufbau am nächsten an die Verhältnisse des Dendrocoelum-Auges an. Im Pigmentbecher liegt eine Anzahl Sehkolben (Fig. 14 *sk*), die sich nach außen zu in einen Faden verdünnen und mit Zellen in Verbindung stehen, die auf der Unter- und Innenseite des Pigmentbechers liegen und nach der anderen Seite sich in einen Nervenfaden ausziehen. Diese Nervenfasern gehen offenbar, wie bei den übrigen

Tricladen, zum Gehirne hin; verfolgen konnte ich sie auf diesem Wege nicht. Die Sehkolben zeigen da, wo man sie im Längsschnitt trifft, einen ähnlichen Aufbau wie die von Dendrocoelum: sie sind fast in ihrer ganzen Erstreckung von gleicher Dicke; eine äußere Schicht hebt sich durch dunklere Färbung gegen einen inneren hellen Theil ab; sie besteht wohl, wie ähnliche Bildungen bei anderen Planarien, aus einzelnen, dicht neben einander stehenden Stiftchen, doch konnte ich eine solche Zusammensetzung nicht nachweisen; eben so wenig gelang es mir, in dem hellen Inneren der Sehkolben einen Faserstrang zu finden, wie er bei Dendrocoelum lacteum vorhanden ist. Im Übrigen scheint mir, dass die Sehkolben einen geraden Verlauf und eine annähernd parallele Stellung nicht haben; auf einem Präparate begegnete ich einem längsgeschnittenen, knieförmig gebogenen Sehkolben, und da ich sowohl auf Querschnitten als auf senkrechten und wagerechten Längsschnitten nur sehr wenige Sehkolben ihrer ganzen Länge nach getroffen fand, vielmehr meist Quer- und Schrägschnitten begegnete, so neige ich zu der Annahme, dass die Sehkolben durch einander gewunden und ziemlich rege los angeordnet sind. Ihre Zahl beträgt, nach einer Zählung auf einem günstigen Schnitte etwa 15; dem entspricht die geringe Zahl der Sehzellen, die man außerhalb vom Pigmentbecher trifft. Auch die Verbindung der Sehzellen mit den Sehkolben konnte ich nur an wenigen günstigen Stellen erkennen.

Der Pigmentbecher hat nicht immer die nahezu halbkugelige Gestalt, wie bei anderen Turbellarien; er ist vielmehr häufig dütenförmig (Fig. 13) in die Länge gezogen, wie es Moseley für Rhynchodemus Twaitesii abbildet (34, Taf. XVI, Fig. 8); doch ist in dieser Abbildung der Nervenansatz an dem proximalen Ende des Pigmentbechers nicht richtig. Der Pigmentbecher (Fig. 15 *a* und *b*) setzt sich aus einer Anzahl einzelner Zellen zusammen, die polygonal sind und zum Theil die länglich sechseckige Gestalt haben, die Metschnikoff von Geodesmus abbildet und schildert (32). Die Kerne der Pigmentzellen liegen nach der Außenseite des Bechers zu an einer Stelle, wo die Zellen ihre hintere Wandung ein wenig vorwölben, und sind von einer geringen Menge pigmentfreien Plasmas umgeben.

Bezeichnend für das Auge von Rhynchodemus ist es, dass der Pigmentbecher nicht, wie bei anderen Tricladen, alle Sehkolben in sich fasst, dass vielmehr eine große Anzahl der letzteren vor dem Becher liegen. Dieser Theil der Sehkolben ist nach außen umgeben von einem dünnen, aber deutlich doppelt kontourirten Häutchen, das in die Wände des Pigmentbechers überzugehen scheint (Fig. 14 *amb*); Zellkerne konnte ich in dem Häutchen nicht entdecken. Auf einer beschränkten Strecke schließt sich das Häutchen nicht an den Becherrand an und lässt so eine Lücke offen, durch welche die faserartigen Fortsätze der Sehkolben austreten, die zu den zugehörigen Zellkörpern hinführen.

Bei einem Exemplar fand ich, dass sich von dem einen Auge ein kleinerer vorderer Theil abgetrennt hatte und selbständig geworden war.

Die Angaben, die frühere Untersucher über die Augen der Landplanarien, insbesondere über das von Rhynchodemus machen, sind entsprechend der Schwierigkeit des Gegenstandes sehr lückenhaft. METSCHNIKOFF (32) untersuchte das Auge von Geodesmus, von dem man freilich nicht ohne Weiteres annehmen kann, dass es mit dem des verwandten Rhynchodemus übereinstimme; den Inhalt des Sackes deutet er als Krystallkörper; er fand ihn rosenroth gefärbt und aus vier oder mehr »Krystallkegeln« zusammengesetzt, deren Zusammenhang mit Nerven er jedoch nicht nachweisen konnte. An der über dem Auge liegenden Epithel- und Muskelschicht glaubt er ein besonders starkes Lichtbrechungsvermögen wahrgenommen zu haben, und hält dieselben desshalb für Hilfsapparate des Auges. Wenn METSCHNIKOFF annimmt, dass der Augenbau hier ein komplicirterer sei als bei den Süßwassertricladen, — was er durch den Aufenthalt in der Luft zu erklären versucht —, so ist das ein Irrthum, der sich aus den Kenntnissen jener Zeit über diesen Gegenstand erklärt. — MOSELEY (34) weiß über die genauere innere Zusammensetzung des Auges von Rhynchodemus Twaitesii nichts zu sagen; seine Annahme, dass der Augennerv an das proximale Ende des Pigmentbechers sich ansetze, beruht wohl auf Irrthum. — v. KENNEL (25) schildert die Augen bei Rhynchodemus als kleine Pigmentbecher, ausgefüllt mit kleinen Zellen, deren Kerne sich ziemlich deutlich färben; das Pigment sei unregelmäßig um diesen Inhalt angehäuft. Beide Angaben konnte ich nicht bestätigen. — LANG (26, IV) giebt die Abbildung eines Schnittes durch ein Rhynchodemus-Auge, ohne nähere Erklärungen: innerhalb eines Pigmentringes sehen wir die ziemlich regelmäßig angeordneten Querschnitte der Sehkolben; über den Zusammenhang mit den Nerven ist aus der Zeichnung nichts ersichtlich. — Neuerdings beschreibt LOMAN (31) das Auge von Rhynchodemus megalophthalmus: es »zeigt eine dicke Pigmentschale, deren dichtgedrängte platte Zellen auch auf der Vorderseite der Augenblase mittels einer bindegewebigen Cornea vollkommen schließen. Im Inneren sind Stäbchen und eine Art Ganglion opticum in Verbindung mit einem Sehnerven zu unterscheiden« (citirt nach dem Neapler Zoolog. Jahresbericht für 1890). Der Schluss der Augenkapsel auch auf der vorderen Seite durch eine Cornea-ähnliche Membran würde zu meinen Beobachtungen an Rhynchodemus terrestris gut stimmen; doch konnte ich bei unserer Form im Inneren der Kapsel nie Ganglienzellen wahrnehmen.

C. Gruppe der Planaria gonocephala.

Bei *Planaria gonocephala* (Fig. 16—20) liegen, wie bei Dendrocoelum lacteum, die Augen weit nach vorn, vom Gehirn abgerückt;

sie sind daher durch einen längeren Sehnerven mit diesem verbunden.

Der wahrnehmende Theil des Auges zeigt hier wiederum eine nicht leicht erkennbare Anordnung. Den Pigmentbecher erfüllen eigenthümliche Gebilde, die mit ihrer Längserstreckung der Augenachse parallel laufen (Fig. 16 *sk*); ihr äußeres Ende ist dick faserförmig, nach innen zu verbreitern sie sich sehr, so dass sie sich am besten einem soliden Trichter mit langem Abflussrohre vergleichen lassen (Carrière); ich bezeichne sie wiederum als Sehkolben. Diese Kolben sind nicht alle gleich lang, vielmehr kommen sie in den verschiedensten Längen vor; einige verbreitern sich gleich bei ihrem Eintritt in den Pigmentbecher trichterartig, bei anderen ist der faserige Theil länger, und wieder andere reichen bis auf den Boden des Bechers; indem so die breiten Enden der Kolben sich auf verschiedene Höhen vertheilen, wird eine möglichste Ausnutzung des Becherraumes bewirkt. Die Zahl der Sehkolben in einem Becher wird 160 bis 200 betragen.

Die Zahl der Sehkolben auf Schnitten senkrecht zur Augenachse zu ermitteln, hat wegen der ungleichen Länge der Kolben und der geringen Dicke der faserigen Theile seine Schwierigkeit. Ich wählte daher ein anderes Verfahren: die Dicke des verbreiterten Kolbenendes beträgt etwa 10 μ; bei meinen 5 μ dicken Schnitten musste also jeder Kolben auf nicht mehr als drei, und nicht weniger als zwei Schnitten getroffen sein. Wenn ich somit auf allen durch ein Auge gelegten Schnitten die Kolben zählte und addirte, so war diese Summe offenbar zwei- bis dreimal so groß als die Gesammtzahl der Kolben im Auge, oder letztere musste mehr als ein Drittel, weniger als die Hälfte jener Summe betragen. Bei einer Zählung bekam ich als Summe 471, die Zahl der Kolben lag also zwischen 157 und 235; ein zweites Mal erhielt ich 427; die Grenzen betrugen also 142 und 213.

Die Sehkolben sind von fibrillärem Bau, und über ihr proximales, dem Becherboden zugekehrtes Ende zieht sich kappenartig eine dunkel färbbare Schicht hin, die auf Längsschnitten durch die Kolben als schmaler dunkler Saum erscheint (Fig. 19). Mustert man diesen Saum mit starker Vergrößerung, so erkennt man, dass er aus lauter kleinen, dicht neben einander stehenden Stiftchen besteht. Jedes dieser Stiftchen setzt sich in ein feines Fäserchen fort, und diese strahlen von allen Seiten fächerförmig gegen den Beginn der Verbreiterung zusammen, wo sie sich dann zu einem kompakten Faserbündel vereinigen und so den faserförmigen Theil des Sehkolbens bilden. Diese Stiftchenkappe zeigt also wieder die gleichen Verhältnisse, wie wir sie bei Planaria torva und Dendrocoelum lacteum beobachten konnten.

Zerzupft und zerdrückt man ein frisches Auge, so sieht man an dem Inhalt des Pigmentbechers die gleiche röthliche Färbung, die wir schon bei Planaria torva und Dendrocoelum lacteum kennen gelernt haben.

Vor der Öffnung des Pigmentbechers liegt hier, wie bei Dendrocoelum, eine verfilzt aussehende Fasermasse, die rings herum von Zellen umgeben ist. Die Verfolgung einzelner Fasern in dieser Fasermasse gelingt nur dann, wenn die Fasern in die Schnittebene fallen. Man kann dann erkennen, dass das dünne äußere Ende eines der Kolben, die im Inneren des Pigmentbechers liegen, sich in eine Faser fortsetzt, die in jene Fasermasse eingeht: an günstigen Schnitten kann man das bei sehr vielen Kolben sehen (Fig. 16); an einem solchen Schnitt erscheint dann jene Masse nicht verfilzt, sondern man kann den Verlauf der einzelnen Fasern genau verfolgen. Sie führen zu den Zellen, die die Fasermasse rings umlagern, und verschmelzen mit ihnen (Fig. 17 *a* und *b*): sie sind nichts als Fortsätze jener Zellen, und somit sind auch die Kolben im Pigmentbecher lediglich Fortsetzungen jener außen gelegenen Zellen. Diese letzteren müssen also wegen ihrer Verbindung mit den Sehkolben als Sehzellen bezeichnet werden.

Die Sehzellen ziehen sich nach der anderen Seite ebenfalls in eine Faser aus, die zu dem Gehirne verläuft. Die Gesammtheit dieser Fasern bildet den Sehnerven. Da jedoch der Sehnerv von dem unteren Rande des Augenbechers abgeht, so müssen die Fortsätze der weiter oben gelegenen Zellen zunächst sich dorthin richten. Sie bilden dabei oft einen rechten, ja selbst einen spitzen Winkel gegen den zweiten Fortsatz der Zelle und nehmen ihren Weg meist zwischen Zellen und Pigmentbecher durch (Fig. 17 *a*), so dass auch sie dazu beitragen, das Gewirr der vor dem Pigmentbecher liegenden Fasermasse zu erhöhen: so kommt es, dass man außen von jenen Zellen keine Nervenfasern verlaufen sieht. Die Zellen selbst zeigen dabei häufig seltsam zusammengebogene Gestalten (Fig. 18 *a*–*d*); besonders bemerkenswerth ist die in Fig. 18 *d* wiedergegebene Zelle: hier sieht es aus, als ob einfach eine knieförmig gebogene, am Knie etwas verdickte Faser vorläge, der nach außen ein Zellkern dicht anliegt; die geringe Plasmamenge, die den Kern von außen noch umgiebt, ist kaum sichtbar.

Um das Gewirr der Fasermasse noch zu verdichten, treten wahrscheinlich auch Bindegewebsfasern in dieselbe ein; solche sind freilich von den Nervenfasern in diesem Falle nicht unterscheidbar;

sicher aber sah ich einen Kanal des Wassergefäßsystems die Fasermasse durchsetzen (Fig. 16 *wg*), und bei dem ganz eben so gebauten Auge von Planaria polychroa sah ich Muskeln von oben nach unten durch dieselbe hindurchziehen.

Die Sehzellen zeigen in den Grundzügen wiederum den gleichen Bau, wie wir ihn bei Planaria torva trafen: einen fibrillären, in den Pigmentbecher hineinragenden Theil, an dessen Ende jede Fibrille in ein feines Stiftchen übergeht, so dass die Stiftchen, palissadenartig neben einander stehend, eine Kappe über dies Ende bilden; dem schließt sich der kernhaltige Theil, der eigentliche Zellkörper an, und dieser endlich setzt sich in eine zum Hirn verlaufende Nervenfaser fort. Dabei sind jedoch die Sehzellen von Planaria gonocephala außerordentlich in die Länge gezogen, und wir haben ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Dendrocoelum lacteum, nur dass hier die Anordnung der Sehzellkörper und so der Verlauf der Fasern ein anderer ist. Die Zahl der Elemente des percipirenden Apparates ist auch Dendrocoelum gegenüber wieder vermehrt, und dadurch erklärt sich wohl auch die verschiedene Anordnung der Sehzellkörper.

Der Pigmentbecher setzt sich bei Planaria gonocephala im Gegensatz zu Planaria torva und Dendrocoelum lacteum aus einer großen Anzahl von Zellen zusammen, die dicht an einander schließen; ja sie scheinen mir keine glatten Ränder zu haben, sondern ein wenig mit Verästelungen in einander zu greifen. Die Kerne lassen sich am äußeren Rande der Zellen erkennen (Fig. 16 und 17 *a*, *pbk*); sie selbst eben so wie das zunächst liegende Plasma, sind frei von Pigmentkörnchen. Bemerkenswerth ist auch, dass die Dicke der Becherwandungen viel bedeutender ist als bei Dendrocoelum lacteum (13 μ gegen 3,5 μ).

Maße: Größte Weite des Pigmentbechers im Lichten 74 μ; Weite der Becheröffnung 50 μ; Tiefe des Bechers 42 μ; Höhe des Stiftchensaumes 3,5 μ.

In Fig. 20 habe ich eine schematische Darstellung vom Aufbau des Gonocephala-Auges, wie ich ihn eben geschildert habe, zu geben versucht.

Bei Planaria gonocephala findet man häufig, dass sich ein Auge in zwei oder gar drei kleinere Augen spaltet, die dann von vorn nach hinten hinter einander liegen. Von 42 Thieren, die ich darauf untersuchte, hatten 15, also mehr als ein Drittel, solche gespaltene Augen, und zwar fast ausnahmslos auf beiden Seiten. Bei Planaria torva und Dendrocoelum lacteum habe ich das nie gesehen, bei Planaria alpina und Rhynchodemus konnte ich je einen solchen Fall, und zwar nur auf einer Seite, beobachten. Dagegen wird auch für Planaria lugubris und Planaria polychroa von verschiedenen Forschern die gleiche Erscheinung als häufiger vorkommend erwähnt. Dies Verhalten hängt, wie mich bedünkt, damit zusammen, dass bei diesen Formen der Pigmentbecher aus zahlreichen Zellen besteht, so dass die Hülle, die den percipirenden Theil des Auges zusammenhält, leichter zerrissen wird und dann kleinere Pigmentbecher um abgetrennte Theile des percipirenden Apparates bildet; wo dagegen der Pigmentbecher aus einer Zelle besteht, widersteht er einer solchen Spaltung, die daher nur ausnahmsweise vorkommt.

Völlig den gleichen Bau wie das Gonocephala-Auge besitzen die *Augen von Planaria lugubris und Planaria polychroa*; besonders die letztere zeigte mir die geschilderten Verhältnisse mit außerordentlicher Deutlichkeit.

Augen des eben besprochenen Typus sind schon von verschiedenen Forschern untersucht worden. Leydig (30), der ein Auge von Planaria gonocephala nach Beobachtung am lebenden Thiere abbildet, spricht sich nicht näher über dessen Bau aus. — Dass die von R. Hertwig (20) untersuchten Planarienaugen hierher gehören, zeigt die Schilderung, die er vom Inhalt des Pigmentbechers, dem »Glaskörper«, giebt: dieser lässt sich durch Zerzupfen in lauter drehrunde Fasern zerlegen, die mit einer trompetenartigen Verbreiterung beginnen; er glaubte in dieser Verbreiterung überall einen Kern wahrzunehmen. Den vor dem Pigmentbecher gelegenen Theil des Auges bezeichnet Hertwig als Retina; die Retinazellen gehen einerseits in einen Nervenfortsatz über, andererseits ziehen sie sich zu einem stäbchenförmigen Gebilde aus. Hertwig's Schilderung trifft somit in Vielem das Richtige, und es fehlt ihm zur völligen Erkenntnis nur die Einsicht, dass die stäbchenförmigen Fortsätze der »Retinazellen« mit den Bestandtheilen des angeblichen Glaskörpers zusammenhängen, und dass diese erst die eigentlichen Endorgane sind. — Carrière (8 u. 9) beschäftigt sich eingehend mit dem Auge von Planaria polychroa, das ja dem von Planaria gonocephala ganz gleich gebaut ist; er sieht in den vor dem Pigmentbecher gelegenen Theilen des Auges ein Ganglion opticum mit randständigen Zellen und innerer Punktsubstanz, die Sehkolben betrachtet er als zellige Gebilde, deren Kern zu dem kolbigen Endtheil umgewandelt sei; er erkannte den Eintritt der Sehkolbenfasern in die »Punktsubstanz«, nicht aber ihre Verbindung mit den Zellen seines »Ganglion opticum«. — Ijima (22) schließt sich im Allgemeinen Carrière's Deutung an; doch verfolgte er die Fasern der Sehkolben bis in den Sehnerven, dessen Eintritt ins Gehirn er jedoch nicht wahrnehmen konnte. — Böhmig (2) endlich zeigt die richtigste Auffassung, indem er zu dem Schlusse kommt, dass als Retina das »Ganglion opticum« mit den Endkolben anzusehen sei; die Zellen des »Ganglion opticum« schildert er übrigens als unipolare, deren Fortsatz sich theilt und einen Theil gegen den Pigmentbecher sendet, wo sich derselbe dann zum Endkolben verdickt. Eine solche Auffassung dürfte nur für so ausnahmsweise Zellbildungen, wie sie meine Fig. 18 *d* zeigt, zur Noth angewendet werden; für die meisten passt sie nicht. Böhmig ist auch der Erste, der die Differenzirung des Sehkolbenendes in einen fein längsstreifigen äußeren und einen kappenförmigen, dunkler färbbaren inneren Theil schildert; den feineren Bau, die Stiftchen mit ihren faserartigen Fortsetzungen, erkannte er nicht. In einer späteren Arbeit (4) nennt er die Verbindung der »Stäbchen« (Sehkolben) mit den Ganglienzellen bei Planaria gonocephala »wahrscheinlich«. — Die zellige Zusammensetzung des Pigmentbechers bei diesen Planarien erkannten von den genannten Forschern nur R. Hertwig und Böhmig; die übrigen schildern den Pigmentbecher als »eine lose Anhäufung von Pigmentkügelchen verschiedener Größe« oder ähnlich.

D. Allgemeines über die Augen der Tricladen.

Die vorstehenden Schilderungen haben zur Genüge gezeigt, wie sehr die Augen der verschiedenen Tricladen von einander abweichen. Das Auge von Planaria torva scheint auf den ersten Blick nichts mit denjenigen von Dendrocoelum und Planaria gonocephala gemein zu haben. Die genauere Untersuchung aber ermöglicht es, die letzteren auf das einfache Torva-Auge zurückzuführen. Diese Zurückführung beruht auf der Vergleichung der Grundbestandtheile, aus denen sich die einfachsten wie die komplicirtesten Tricladenaugen zusammensetzen.

Überall können wir an diesen Augen einen wahrnehmenden Theil und einen Hilfsapparat unterscheiden.

Der wahrnehmende Theil besteht aus Zellen. Diese Zellen lassen sich bei Planaria torva und den ihr nahestehenden Formen am leichtesten in ihrer Zellnatur erkennen und nach ihrem Umfang übersehen. Hier ist ihre Anzahl gering, ihre Gestalt von der gewöhnlichen Zellgestalt nicht abweichend. Bei Weitem schwieriger ist es, über die Zellnatur und vor Allem den Umfang dieser Zellen bei den beiden anderen Augentypen klar zu werden; doch gerade der Vergleich mit den entsprechenden Bildungen bei Planaria torva führt hier zum Ziel: er macht es uns von vorn herein wahrscheinlich, dass die innerhalb des Pigmentbechers gelegenen, eine Stiftchenkappe tragenden Kolben zu den gleichen Zellen gehören, von denen die Nervenfasern des Sehnerven ausgehen. Diese Zellen haben mehr das Aussehen bipolarer Ganglienzellen, weil nicht bloß ihr proximales, sondern auch ihr distales Ende in eine Faser ausgezogen ist; jedoch sind sie eben so wenig Ganglienzellen, wie die oft ganz ähnlich gebauten Stäbchenzellen der Wirbelthierretina.

Eine Eigenthümlichkeit, die ich bei der Mehrzahl dieser Sehzellen sicher nachweisen konnte, und die wohl auch bei den Arten, wo mir dieser Nachweis noch nicht gelang, durch geeignete Methoden zur Anschauung gebracht werden kann, ist der Stiftchenbesatz am proximalen, im Pigmentbecher geborgenen Ende. Nirgends, mit Ausnahme von Rhynchodemus, reichen diese Stiftchenkappen der Sehzellen über den Rand des Pigmentbechers hinaus: bei Planaria torva stehen sie bis an den Rand, und auch da, wo die drei Zellen einander berühren, reichen die Stiftchen nicht über die Höhe des Becherrandes hinaus. Ähnlich bei den anderen Typen.

Es ist wohl kaum abzuweisen, wenn man den Stiftchen eine besondere Wichtigkeit für das Zustandekommen der Lichtwahrnehmung zuschreibt. Ich möchte die Gesammtheit der zu einer Sehzelle gehörenden Stiftchen mit einem Sehstäbchen der Wirbelthiere vergleichen. Der Umstand, dass die einzelnen Stiftchen in die Fibrillen übergehen, die das Zellplasma und wohl auch den Nervenfortsatz zusammensetzen, ist geeignet, ihre Wichtigkeit in ein helles Licht zu setzen: man wird geradezu hingeführt zu der Ansicht, dass die Erregung, die in dem einzelnen Stiftchen erzeugt wird, durch das ansitzende Fäserchen weitergeleitet wird. Ja dieses Verhalten ließe sich vielleicht geltend machen gegen die neuerdings wiederholt verfochtene Annahme, nicht die Fibrillen der Nervenfasern, sondern die interfibrilläre flüssige Masse sei das leitende Element.

Eine Stütze finden diese Überlegungen von der Wichtigkeit der Stiftchen noch darin, dass die röthliche Färbung des Pigmentbecherinhaltes, die von Leydig für Dendrocoelum lacteum, von Metschnikoff für Geodesmus und von mir für Planaria gonocephala und torva nachgewiesen wurde, bei Planaria torva auf die Region der Stiftchen beschränkt ist. Auf die Besonderheiten dieses rothen Farbstoffes werde ich weiter unten noch eingehen.

Der wesentliche Unterschied zwischen den drei verschiedenen Augentypen beschränkt sich also auf die Zahl der Elemente, die in die Bildung des percipirenden Theiles eingehen. Bei den Arten der Torva-Gruppe sind das eines bis vier; bei Dendrocoelum lacteum sind es schon über 30, bei Planaria gonocephala über 150. Ich habe auch schon darauf hingewiesen, dass auch die Formverschiedenheiten der Sehzellen durch die größere oder geringere Zahl dieser Zellen, die in ein Auge eingehen, bedingt wird.

Es kann nun kein Zweifel sein, dass die Augen mit den wenigsten Sehzellen in diesem Falle als die ursprünglichsten anzusehen sind; der Fortschritt in der Organisation besteht hier, wie so häufig, in der Vermehrung der Elemente, wobei freilich vielfach das einzelne Element verkleinert wird; so ist sicher die Zahl der Stiftchen bei einer Sehzelle von Planaria torva weit größer als bei einer solchen von Dendrocoelum oder Planaria gonocephala; dieser Nachtheil wird aber reichlich durch die Menge der Elemente aufgewogen. Bei Planaria gonocephala dürfte auch noch eine andere Besonderheit einen Fortschritt in der Organisation bedeuten: ich meine die Anordnung der Stiftchenkappen möglichst senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen, parallel mit dem Boden des Pigmentbechers; sie werden dadurch vom Licht besser getroffen als bei Dendrocoelum, wo vielfach der Stiftchenbesatz gerade in die Richtung der Augenachse bezw. des senkrecht einfallenden Lichtstrahles zu stehen kommt.

Die Pigmentbecher zeigen überall einen zelligen Bau; bei den kleineren Augen sind sie einzellig, bei den umfangreicheren mehrzellig. So genügt bei Dendrocoelum lacteum, bei der die größte Weite des Bechers 50 μ, die Tiefe 28 μ beträgt, noch eine Zelle, um den Becher herzustellen; bei Planaria gonocephala und Dendrocoelum punctatum, bei denen die entsprechenden Maße 74 und 42 bezw. 140 und 53 betragen, kann offenbar eine Zelle nicht mehr die ganze Masse der Sehkolben in sich fassen; wir haben daher in diesen Fällen mehrzellige Pigmentbecher.

Es fragt sich schließlich, ob die großen Verschiedenheiten im Bau der Tricladenaugen sich auch für die Systematik verwerthen lassen. Da sahen wir zunächst, dass eine neuerdings von Vejdovský (39) in ihrer Berechtigung angezweifelte Gattung, nämlich Dendrocoelum, sich durch den Bau ihrer Augen von den anderen Tricladen wohl unterscheidet; die beiden von mir untersuchten Dendrocoelum-Arten stimmen dagegen unter einander in dem Aufbau des percipirenden Apparates gut überein. Dazu kommt, dass die bisher als Gattungsmerkmal für Dendrocoelum angegebene Eigenthümlichkeit, das Vorhandensein eines »Saugnapfes« am Vorderende, von Vejdovský unterschätzt ist, wie ich in einer anderen Arbeit näher darzulegen gedenke. Ich halte somit Dendrocoelum als gute Gattung aufrecht.

Weiter bilden die drei großen Planarien, Planaria gonocephala, lugubris und polychroa, in Bezug auf ihren Augenbau eine wohlumschriebene Gruppe: die Augen liegen vom Gehirn entfernt, nahe dem Vorderende und haben die oben beschriebene komplicirte Zusammensetzung. Diese drei Arten stimmen auch im Aufbau der Geschlechtsorgane sehr mit einander überein und unterscheiden sich von Planaria torva besonders durch das Fehlen der eigenthümlichen »muskulösen Organe«. Ich sehe darin Grund genug, sie als besondere

Gattung Euplanaria von den übrigen Planarien abzutrennen. Die näheren Ausführungen muss ich wiederum auf später versparen.

Was von der Gattung Planaria übrig bleibt, stimmt im Augenbau gut überein; ob freilich die Gattung eine einheitliche genannt werden kann, bedarf wohl noch näherer Untersuchung.

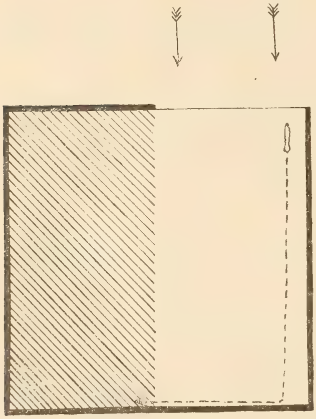
Es bleibt mir nur noch übrig, mit einigen Worten auf die Entstehung komplicirterer Tricladenaugen aus einfachen einzugehen. CARRIÈRE (8) folgert aus den Beobachtungen, die er an Augen regenerirter Köpfe machte, dass die zusammengesetzteren Augen der Planarien durch die Vereinigung von Einzelaugen, wie sie etwa Polycelis zeigt, hervorgegangen seien. Mir will diese Auffassung nicht einleuchten, vor Allem Angesichts der Einzelligkeit des Pigmentbechers, wie wir sie bei Planaria torva und Dendrocoelum lacteum finden. Im Gegentheil erscheint es mir wahrscheinlich, dass da, wo zahlreichere Augen vorhanden sind wie bei Polycelis, diese durch Theilung sich vermehren. Sehen wir doch auch, dass bei den Gonocephala-Augen die durch Theilung entstandene Verdoppelung etwas Sekundäres ist. Zu ähnlichen Anschauungen kommt auch LANG (28). Ein einzelliges Auge dürfte das ursprüngliche sein; dieses komplicirt sich zunächst durch Vermehrung der Sinneszellen; dabei erfolgt ein Ausweiten des einzelligen Pigmentbechers. Wird die Zahl der Sinneszellen dann so groß, dass die Pigmentbecherzelle einer Ausweitung nicht mehr fähig ist, so theilt sich auch die Pigmentzelle und es entsteht ein mehrzelliger Pigmentbecher.

E. Versuche über die Lichtwahrnehmung bei den Tricladen.

Die Beobachtung der Tricladen an ihren Wohnplätzen lehrt ohne Weiteres, dass sie lichtscheue, dunkelliebende Thiere sind; sie halten sich unter Blättern und Pflanzenstengeln oder unter Steinen verborgen, und suchen, ans Licht gebracht, sich demselben schnell zu entziehen. Erst bei Beginn der Dämmerung kommen sie aus ihren Verstecken hervor und beginnen auf dem Boden des Gewässers herumzukriechen, wie ich das bei Planaria alpina und Euplanaria gonocephala beobachten konnte.

Diese Abneigung gegen die Helligkeit tritt auch auf das deutlichste bei Versuchen hervor. Ich benutzte dazu einen quadratischen Glaskasten von 20 cm Seite, der in ein Kistchen ohne Deckel und Vorderwand hineinpasste; Boden und Rückwand des Kistchens waren in ihrer rechten Hälfte schwarz gestrichen, eben so die beiden Seitenwände; die rechte Hälfte des Kastens konnte durch zwei unter rechtem Winkel an einander befestigte geschwärzte Bretter von der oberen und vorderen Seite bedeckt werden. Durch Herumdrehen des Glaskastens konnte man somit jeder Zeit die vorher beleuchtete Hälfte verdunkeln und umgekehrt. Wenn ich in die helle Abtheilung dieses Kastens eine Anzahl Euplanaria oder Dendrocoelum brachte, so waren schon nach wenigen Minuten alle in die dunkle Hälfte hinübergekrochen. Der Weg, den sie dorthin nehmen, ist meist der gleiche: sie wenden sich zunächst vom Lichte ab und kriechen gegen die Hinterwand des Kastens; dort angekommen folgen sie der Hinterwand, und zwar bisweilen nach der falschen Richtung, so dass sie eine Zeit lang umherirren, ehe sie den Weg ins Dunkle finden. Die untenstehende Abbildung (Textfig. 1) verdeutlicht das. Sobald sie den Schatten erreicht haben, bleiben viele sofort ruhig liegen, andere kriechen noch weiter in das Dunkel hinein.

Wenn man die im Dunkeln liegenden Planarien plötzlich dem Lichte aussetzt, so erkennt man den Einfluss des Lichtes daran, dass sie sofort anfangen sich zu bewegen, während sie im Dunkeln etwas zusammengezogen in Ruhe daliegen. Die Einwirkung des Lichtes ist eine fast augenblickliche.



Textfig. 1.

Die Umrisse der Figur stellen die Kastenwände dar; so weit sie für Licht undurchlässig sind, habe ich sie dick ausgezogen; die dunkle Hälfte des Kastens ist schraffirt. Die Pfeile zeigen die Richtung des einfallenden Lichtes an; die punktirte Linie bedeutet den Weg, auf dem die Planarie das Dunkel erreicht.

Um zu sehen, wie weit die Augen bei der Lichtwahrnehmung betheiligt seien, schnitt ich 20 Stück Euplanaria gonocephala den vorderen Körpertheil dicht hinter den Augen ab und beobachtete das Verhalten der augenlosen Rumpfstücke. Diese werden durch die Operation in ihrer Beweglichkeit nicht auffallend behindert und kriechen lebhaft umher. Nachdem ich alle ins Helle gebracht hatte, fand ich nach einer Stunde 10 im Dunkeln, 10 im Hellen; nach einer weiteren Stunde waren 16 im Dunkeln, 4 im Hellen; ich drehte das Gefäß herum, so dass die im Dunkeln liegenden ins Helle kamen und umgekehrt, und fand nach einer Stunde 14 im Dunkeln, 6 im Hellen. Bei einem anderen Versuche setzte ich wiederum alle 20 Rumpftheile in die helle Abtheilung und fand nach drei Stunden 8 im Dunkeln, 12 im Hellen.

Diese Ergebnisse weisen unbedingt darauf hin, dass auch die der Augen beraubten Planarien das Licht fliehen, also wohl durch dasselbe belästigt werden; doch ist das sicher viel weniger der Fall als bei den mit Augen versehenen. Die Thiere bleiben zunächst ziemlich lange im Licht, ehe sie anfangen sich zu bewegen; ja einzelne bleiben überhaupt in der Ruhelage, etwas zusammengezogen, ohne Bewegung im Hellen liegen, was ich bei den mit Augen versehenen Thieren nie beobachten konnte.

Ich kann mich nicht mit dem Gedanken befreunden, dass wir es bei dieser Äußerung der Lichtempfindlichkeit mit einer Wahrnehmung des Lichtes als solchen zu thun haben. Vielmehr glaube ich, die dem Thiere unangenehme Einwirkung des Lichtes kommt in ähnlicher Weise zu Stande, wie bei den chlorophyllhaltigen Rhabdocölen die dem Thiere angenehme Lichtwirkung: durch chemische Vorgänge im Inneren des Thieres, die durch die Beleuchtung hervorgerufen werden. Dazu würde die langsame Einwirkung des Lichtes bei augenlosen Planarien stimmen.

Zu einem interessanten Ergebnis führte ein Versuch, der mir zeigen sollte, wie sich die Lichtreaktion von Dendrocoelum lacteum zu der von Euplanaria gonocephala verhielte. Ich that von jeder Art zehn Stück in die helle Abtheilung meines Versuchsgefäßes und beobachtete nun, mit welcher Geschwindigkeit die einzelnen Arten ins Dunkel gelangten. Es zeigte sich dabei, dass meist schon alle Dendrocoelum im Dunkeln waren, wenn noch Stücke von Euplanaria im Hellen herumkrochen; ja bei den Euplanarien kam es öfters vor, dass sie aus dem Dunkeln ins Helle zurückkrochen, was ich nie bei einem Dendrocoelum gesehen habe. Um nun einen sichern Anhalt mit Zahlen zu haben, notirte ich von zwölf Versuchen die Zahl der Thiere der einen Art, die noch im Hellen waren, wenn alle Thiere der anderen Art sich schon ins Dunkle zurückgezogen hatten; es waren dies in elf von den zwölf Fällen Euplanarien; nur in einem Falle war noch ein Dendrocoelum im Hellen, als alle Euplanarien sich im Schatten geborgen hatten. Durch Addition bekam ich dann: während, im Vergleich mit den Dendrocoelum, 120 Euplanaria hätten im Dunkeln sein können, waren nur 88 dorthin gelangt, und andererseits waren nur 119 Dendrocoelum im Dunkeln, während 120 hätten dort sein können. Man sieht aus diesen Zahlen deutlich, dass Dendrocoelum gegen Licht stärker reagirt als Euplanaria. Nun zeigen aber unsere morphologischen Untersuchungen, dass die Augen von Euplanaria unbedingt höher organisirt sind als die von Dendrocoelum, indem sie eine weit größere (die fünf- bis sechsfache) Zahl lichtwahrnehmender Elemente haben; die Lichtwahrnehmung muss daher bei jener Art stärker sein als bei dieser: es folgt daraus, dass die Stärke der Reaktion auf Lichtwirkung nicht der Stärke der Lichtwahrnehmung entspricht; während diese im Allgemeinen von der Zahl der lichtempfindlichen Elemente abhängt, wird jene vielmehr bestimmt durch die Lebensgewohnheiten des Thieres und durch den Gefühlston, der der Lichtwahrnehmung anhaftet, nicht aber durch die Stärke der letzteren als solcher.

II. Die Augen der rhabdocölen Turbellarien.

Von Rhabdocölen konnte ich Derostoma unipunctatum Oerst. und eine andere, leider nicht näher bestimmte Art der Gattung Derostoma, die ich in der Nähe von Tübingen fand, auf den Bau der Augen hin untersuchen. Die vorzüglich konservirten Stücke der ersteren Art verdanke ich Herrn Dr. O. Fuhrmann in Genf.

Zunächst will ich die Augen des Tübinger *Derostoma sp.* (Fig. 21 und 22) besprechen, da sie ihrem Bau nach den im vorigen Abschnitt geschilderten Torva-Augen am nächsten stehen. Sie sind, wie jene, aus einem wahrnehmenden Theil und einem Pigmentbecher zusammengesetzt.

Der wahrnehmende Theil jedes Auges besteht aus mehreren Zellen — ich zählte an einem Auge drei — mit faserigem Plasma, die an der dem Pigmentbecher zugekehrten Seite eine Stiftchenkappe tragen, an der anderen Seite dagegen sich in einen Nerven ausziehen; es ist nicht leicht, auf Querschnitten durch das Thier diese Zellen so zu treffen, dass Zellkern und Stiftchenkappe auf dem gleichen Schnitte zu sehen sind; verfolgte ich aber die Sehzellen in der Schnittreihe, so konnte ich ihren Kern am Rande des Pigmentbechers oder etwas außerhalb desselben auffinden. Die einzelnen Stiftchen der Stiftchenkappe setzen sich auch hier, wie bei Planaria torva, in feine Fäserchen fort, die in das fibrilläre Plasma eingehen. An den Präparaten ist zwischen Stiftchen und Pigmentbecherwandung meist ein kleiner Raum, der vielleicht durch Einschrumpfen bei der Konservirung entstanden ist.

Der Augennerv, d. h. das Bündel der von den Sehzellen ausgehenden Nervenfortsätze, ist kurz, bei der geringen Entfernung des Auges vom Gehirn.

Der Pigmentbecher (Fig. 22) besteht hier aus einer Anzahl von Zellen, deren Kerne auf der konvexen Seite des Bechers liegen und von einer bald größeren, bald geringeren Menge pigmentfreien Plasmas umgeben sind. Die Grenzen der Zellen nach außen sind meist deutlich, bisweilen auch die Abgrenzungen gegen einander.

Die *Augen von Derostoma unipunctatum* (Fig. 23 und 24) sind von den eben geschilderten in so fern verschieden, als sie keinen eigentlichen Pigmentbecher besitzen.

Dagegen ist der wahrnehmende Theil in den Grundzügen eben so gebaut wie bei der vorigen Art. Etwas seitlich und nach vorn vom Gehirn liegt nämlich jederseits eine Sehzelle. Sie erscheint auf Querschnitten durch das Thier etwas plattgedrückt (Fig. 24), auf senkrechten Längsschnitten dagegen kann man sehen, dass sie sich nach hinten etwas verbreitert. Auf einem solchen Schnitt fand ich ein Bild, das in deutlichster Weise den Kern der Sehzelle zeigte (Fig. 23). Die Sehzelle zieht sich auch hier gegen das Gehirn zu in einen ziemlich dicken Nervenfortsatz aus. Nach oben, unten und vorn sieht man auf den Schnitten einen Saum feinster Stiftchen, wie wir ihn schon oft bei den Tricladen-Augen gefunden haben; auf Querschnitten liegt zwischen dem oberen und unteren Stiftchensaum, in Folge der zusammengedrückten Gestalt der Sehzelle, nur wenig fibrilläres Plasma; doch kann man deutlich erkennen, dass die Stiftchen auch hier sich in Fäserchen fortsetzen.

Wenn auch ein Pigmentbecher nicht vorhanden ist, besitzen dennoch diese Augen eine gewisse Blendvorrichtung. Dorsal von jeder Sehzelle breitet sich eine Pigmentmasse (Fig. 24 *pm*) aus, die von den bisherigen Beobachtern (SCHULTZE, v. GRAFF) für ein linsenloses Auge gehalten wurde. Diese Pigmentmasse zeigt ein wabenförmiges Gerüstwerk, in dessen einzelne Räume zahlreiche hellbraune Pigmentkörnchen eingelagert sind. Außer dem Pigment ist kein färbbarer Inhalt der Waben vorhanden. Die einzelnen Wabenwände sind dünn und färben sich tief blau. In der wabigen Masse liegen einzelne deutliche Zellkerne, umgeben von einer geringen Menge färbbarer Substanz. Das bringt mich auf die Vermuthung, der Bau der Pigmentmasse möchte ein zelliger sein und dieselbe aus vacuolisirten Zellen bestehen, deren Räume mit Pigmentkörnchen gefüllt sind; Abgrenzungen der Zellen gegen einander konnte ich freilich nicht bemerken. Diese Pigmentmasse blendet das von oben kommende Licht ab und lässt nur solches von vorn, von der Seite und von hinten zutreten.

Der Bau der Augen bei diesen beiden Derostoma-Arten erinnert sehr an den des Torva-Auges. Bei Derostoma sp. aus Tübingen ist die Übereinstimmung in den Grundzügen eine fast vollkommene: Sehzellen mit Stiftchenkappe und einem zum Gehirn ziehenden Nervenfortsatz sind mit dem stiftchentragenden Theil im Pigmentbecher geborgen; dass dieser Pigmentbecher mehrzellig ist, darf als bedeutungsloser Unterschied bezeichnet werden. Auch bei Derostoma unipunctatum sind die Sehzellen in der Hauptsache denen von Planaria torva gleich. Nur ist der Hilfsapparat des Auges, die Blendung, hier weit einfacher; das thut aber der Vergleichung keinen Abbruch.

Die gewöhnliche Angabe über den Bau des Rhabdocölenauges, der man bei früheren Forschern wie Max Schultze (37), v. Graff (14—17), Hallez (18) und Carrière (9) begegnet, lässt dies Organ aus einem Pigmentfleck bestehen, dem in vielen Fällen Linsen vorgelagert sind. Die Pigmentflecke stehen durch einen Nerven in Zusammenhang mit dem centralen Nervensystem; ihre Gestalt ist bald scharf begrenzt, häufig nierenförmig, bald ist sie unregelmäßig verästelt, »diffus«. Die »Linsen«, von Carrière als »Innenkörper« bezeichnet, liegen bei vielen Arten vor dem Pigmentfleck; nach v. Graff (14) besteht jede aus mehreren Zellen. Diese Linsen sind nichts Anderes als unsere Sehzellen. Sie sollen nun bei vielen Arten fehlen; v. Graff (16) giebt dies unter Anderen von Derostoma unipunctatum an; doch konnte ich ja in diesem Falle Sehzellen nachweisen, die allerdings bei der Betrachtung von oben durch den Pigmentfleck verdeckt werden und dadurch dem Beobachter entgangen sind. Es bedürfen daher wohl auch die anderen Fälle »linsenloser« Augen einer Nachuntersuchung. Falls sich dann keine Sehzellen finden sollten, so dürfen nach meiner Ansicht die Pigmentflecken allein nicht als Organe der Lichtwahrnehmung bezeichnet werden. — Gewöhnlich wird von den »Linsen« nur ausgesagt, dass sie aus stark lichtbrechender Substanz bestehen. Braun (5) war der Erste, der an ihnen bei Bothromesostoma Essenii und den Mesostomen eine Scheidung in zwei Theile entdeckte, deren innerer, dem Pigmentbecher anliegender eine Querstreifung zeigt: es ist dies offenbar die Stiftchenkappe der Sehzellen. — Böhmig hat dann in verschiedenen Arbeiten (2—4) den Augen zahlreicher Alloiocölen und einiger Rhabdocölen seine Aufmerksamkeit zugewendet und die Beschaffenheit der Sehzellen genau beschrieben, ohne jedoch die richtige Deutung dieser Bildungen zu finden. Er schildert zutreffend die Zusammensetzung der »Retinakolben« aus zwei Theilen: einem dem Pigmentbecher zugekehrten Polster, das aus »Stäbchen« zusammengesetzt ist, und einem äußeren Faserballen; mit jedem Stäbchen tritt eine feine Faser des Ballens in Verbindung. Die Zahl der multipolaren »Retinaganglienzellen«, die in der Umgebung des Pigmentbechers liegen, ist eine beschränkte, und ihre Fortsätze mögen, da jedes Stäbchen mit einem Nervenfädchen verbunden ist, einer reichlichen Theilung unterliegen, so dass eine Summe von Stäbchen zu einer Retinaganglienzelle gehört. Vor dem Faserballen findet Böhmig (4) eine Anzahl Linsenzellen. Auf Taf. XXI, Fig. 9 (4) ist in dem einen Faserballen des Auges von Plagiostoma Girardi ein Kern eingezeichnet; doch finde ich im Text nichts darüber erwähnt: es ist offenbar der Kern der Sehzelle. Von dem Auge von

Vorticeros auriculatum giebt Böhmig (4) ähnliche Bilder (Taf. XXI, Fig. 11), wie ich sie bei Derostoma unipunctatum fand (Fig. 24): die Sehzellen sind etwas plattgedrückt, so dass zwischen den Stiftchenlagen der entgegengesetzten Seiten nur wenig faseriges Plasma übrig bleibt. Interessant ist es auch, dass bei Vorticeros auriculatum die beiden Sehzellen durch eine Pigmentwand von einander getrennt werden. — Es ist wohl nicht zu viel gewagt, wenn ich nach Böhmig's Untersuchungen für die Augen der Plagiostominen und Cylindrostominen, sowie für dasjenige von Mesostoma Craci den gleichen Bau vermuthe, den ich für die zwei Derostoma-Arten nachwies, nämlich das Vorhandensein von Sehzellen, die an dem im Pigmentbecher geborgenen Theile eine Stiftchenkappe tragen. Das Gleiche lässt sich nach Fuhrmann's (12) Beschreibungen und Abbildungen (Taf. X, Fig. 11 u. 25) für die Augen von Mesostoma Ehrenbergii und Bothromesostoma personatum annehmen. Zu beachten ist noch, dass Fuhrmann an dem »Retinakolben« bei Mesostoma Ehrenbergii »eine nach außen gerichtete Anschwellung« wahrnimmt; sie könnte vielleicht auf den Kern der Sehzelle zu deuten sein.

III. Die Augen der polycladen Turbellarien.

Der Bau der Augen bei den Polycladen ist durch die vorzüglichen Untersuchungen Lang's, die er in seiner Polycladen-Monographie (28) niedergelegt hat, gut bekannt geworden. Doch sieht sich Lang immerhin genöthigt, einige Lücken in seinen Beobachtungen durch Vermuthungen auszufüllen, die zwar ein hohes Maß von Wahrscheinlichkeit haben, die aber immerhin der Bestätigung bedürfen. Zur Ausfüllung dieser Lücken ist seither sehr wenig geschehen; ich fand nur eine Angabe v. Graff's (17), die hier in Betracht kommt. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen vollkommen die Vermuthungen Lang's; dieser Abschnitt ist also lediglich als eine geringe Erweiterung der Arbeit dieses Forschers anzusehen.

Zur Untersuchung lagen mir vor: Discocelis tigrina Lang, Leptoplana tremellaris Oerst. und Thysanozoon Brocchii Gr. Ich verdanke dieselben der Zoologischen Station zu Neapel. Für die Erkenntnis des Baues der Augen kam jedoch für mich nur Leptoplana in Betracht. An Thysanozoon vermochte ich nur wenig, an Discocelis kaum etwas Deutliches über die fraglichen Punkte zu erkennen; bei Beiden stellte sich der Inhalt des Pigmentbechers meist als homogene Masse dar, die nur bisweilen eine Differenzirung zeigte.

Wir unterscheiden an den *Augen von Leptoplana* (Fig. 25—27) wiederum einen wahrnehmenden Theil und einen Hilfsapparat. Der letztere wird durch den Pigmentbecher gebildet, der einen Theil des wahrnehmenden Apparates in sich fasst. Die Gestalt des Bechers wechselt, bald ist er tiefer, bald flacher; stets aber besteht er, auch bei den größeren Augen, aus einer Zelle; der Zellkern liegt auf der äußeren Seite des Becherbodens.

Der wahrnehmende Theil (Fig. 26 und 27) besteht aus den vor der Pigmentbecheröffnung gelegenen Zellen, die Lang als Retinazellen bezeichnet und die ich entsprechend meiner bisherigen Benennung Sehzellen heiße, mit ihren zu dem Gehirn gehenden Nervenfortsätzen, und aus den im Inneren des Pigmentbechers gelegenen stäbchenförmigen Gebilden. Lang hat nachgewiesen, dass die Stäbchen einerseits und die Sehzellen andererseits in Zahl und Lage eine auffallende Übereinstimmung zeigen und ist geneigt anzunehmen, »dass erstere direkte Fortsätze der letzteren, wahre Seh- und Retinastäbchen darstellen«. Doch konnte er einen ununterbrochenen Zusammenhang nicht erkennen; er bildet auch in seinem Schema eines Leptoplanidenauges (Taf. XXII, Fig. 13) diesen Zusammenhang als einen sehr lockeren ab. Ich kann nun auf meinen Schnitten durch die Augen von Leptoplana tremellaris einmal die genaue Zugehörigkeit je eines Stäbchens zu einer Sehzelle, und andererseits den unmittelbaren Zusammenhang von Zelle und Stäbchen nachweisen.

Bei meinen Querschnitten durch den Kopf von Leptoplana traf ich ein Auge fast genau senkrecht zu seiner Achse; dabei glückte ein Schnitt so, dass die obere Schnittebene noch gerade den unteren Theil der Sehzellen traf, die untere jedoch schon durch die Stäbchen hindurchging (Fig. 25*a*). Somit konnte ich bei hoher Einstellung die Zellgrenzen der epithelartig dicht neben einander stehenden Sehzellen wahrnehmen, während bei tiefer Einstellung unter den polygonalen Feldern, etwa je der Mitte eines solchen entsprechend, ein dunkler nicht sehr scharf umrandeter Fleck sichtbar wurde. Der nächst tiefere Schnitt (Fig. 25*b*) zeigt nur die dunklen Flecken an den entsprechenden Stellen; Zellgrenzen sind nur noch an seinem Rande zu sehen. Jene dunkeln Flecken aber sind sicher die Querschnitte der Stäbchen; somit ist es zweifellos, dass zu jeder Sehzelle ein Stäbchen gehört. Die Zeichnungen der beiden Schnitte sind genau mit dem Prisma entworfen.

An Längsschnitten durch die Augen von Leptoplana, d. h. an solchen Schnitten, die der Augenachse parallel gehen, war deutlich zu sehen, dass die Stäbchen die unmittelbare Fortsetzung der Sehzellen bilden (Fig. 26 und 27). Doch müssen wir zweierlei Arten von Augen unterscheiden, die in gewissen Punkten von einander abweichen. Bei den großen Gehirnhofaugen (Fig. 26) verschmälern sich die Retinazellen in ihrem unteren Theile ein wenig und gehen dann ohne weitere Verschmälerung oder Einschnürung in die Stäbchen über. Dabei ist keine scharfe Grenzlinie zwischen der Zelle und dem Stäbchen zu erkennen; der Beginn des letzteren zeigt sich nur durch die viel geringere Färbbarkeit an, und die Grenze ist durch den Übergang der dunkleren in die hellere Färbung verschwommen.

Bei den kleineren Tentakelaugen (Fig. 27) dagegen sehen wir unterhalb der Lage der Retinazellen eine scharfe Grenzlinie, und es bedarf günstiger Schnitte um zu erkennen, dass diese Linie an einzelnen Stellen verschwindet und sich dort die Retinazelle in ein Stäbchen fortsetzt. Die Zelle geht jedoch nicht in ihrer ganzen Breite in das Stäbchen über, sondern nur ihr mittlerer Theil setzt sich in dasselbe fort, so dass eine plötzliche scharfe Verschmälerung der Zelle hier eintritt. Die scharfe Grenzlinie scheint hervorgebracht zu sein durch ein wirkliches membranartiges Gebilde, das seitlich in die Ränder des Pigmentbechers übergeht. Man könnte es mit der Membrana limitans externa des Wirbelthierauges vergleichen und annehmen, dass es von den Stäbchen der Sehzellen durchbrochen wird. Morphologisch leichter fassbar würde mir jedoch folgende Erklärung sein: die Ränder der Pigmentbecherzelle sind in ein dünnes unpigmentirtes Häutchen ausgezogen, das sich mit seinen Rändern den Stäbchen so dicht anlegt, dass der Anschein entsteht, als ob die Stäbchen durch Löcher dieser »Membran« hindurchgewachsen seien.

Die Stäbchen zeigen in ihrer ganzen Länge eine gleichmäßige faserige Zusammensetzung; man kann an ihnen keinen besonders differenzirten und durch stärkere Färbung ausgezeichneten Theil unterscheiden, wie man das bei den Sehzellen der Tricladen-Augen kann.

Mit der Sicherstellung des Zusammenhanges zwischen Sehzellen und Stäbchen, den vor mir schon v. Graff deutlich erkannt hat, fällt auch die Schwierigkeit, die Lang in der physiologischen Deutung der Theile des Auges fand. Das einfallende Licht ruft in den Stäbchen eine Erregung hervor, die durch die Sehzellen und ihren Nervenfortsatz zum Gehirn geleitet wird und dort als Licht zur Empfindung kommt.

Der Vergleich des Polycladenauges mit dem der Tricladen zeigt, dass in beiden die Grundbestandtheile in ganz ähnlicher Ausbildung vorhanden sind. Die Seh-(Retina-) Zellen der Polycladen sind wie diejenigen der Tricladen nach der einen Seite in einen Nervenfortsatz ausgezogen, der zum Gehirne führt, auf der andern Seite verlängern sie sich zu einem im Pigmentbecher gelegenen Fortsatz. Dieser trägt jedoch nicht eine solche Stiftchenkappe, wie bei den Tricladen, sondern ist in seiner ganzen Erstreckung gleichmäßig fibrillär; vielleicht entspricht dieses »Stäbchen« in seiner ganzen Ausdehnung physiologisch jener Stiftchenkappe, und ich glaube es den Stäbchen der Wirbelthieraugen auch morphologisch unbedenklich vergleichen zu können. Die Anordnung der Sehzellen zu einer epithelartigen Zelllage ist ein bedeutender Schritt vorwärts, gegen das Retinaauge hin; es fehlt nur noch eine Trennung der Stäbchen durch Pigmenthüllen, um eine Bildwahrnehmung zu ermöglichen.

Auf die Arbeiten der Forscher, die vor Lang's Monographie der Polycladen über das Auge dieser Thiere geschrieben haben, brauche ich hier nicht einzugehen, da Lang dies schon sehr genau gethan hat; es wäre vielleicht aus jener Zeit nur noch der guten Abbildung zu gedenken, die Moseley (34, Taf. XV, Fig. 10) von dem Leptoplana-Auge giebt und die Keferstein's Abbildung (24, Taf. II, Fig. 7) sehr gut ergänzt: Moseley stellt darin die zellige Retina (»Linse«) vollkommen richtig nach Art eines einschichtigen Epithels dar; den Becherinhalt jedoch bezeichnet er als »stark lichtbrechende durchsichtige Substanz«. Lang's (28) Darstellung der Polycladen-Augen ist im vorstehenden Abschnitte schon eingehend berücksichtigt. Nach Lang's Hauptwerk finde ich nur noch bei v. Graff (17) eine Angabe über das Auge von Planocera pellucida Mert. und eine Abbildung desselben; aus beiden geht hervor, dass v. Graff deutlich den Zusammenhang von Sehzellen und Stäbchen erkannt hat.

IV. Die Augen der Trematoden.

Meine Untersuchungen über Trematodenaugen beschränken sich auf monogenetische Trematoden, bei denen ja auch die erwachsenen Thiere mit Augen versehen sind. Von diesen habe ich Tristomum molae Blainv., Tristomum papillosum Dies. und Polystomum integerrimum Rud. näher untersucht. Die beiden ersten Arten erhielt ich in vorzüglich konservirten Exemplaren von der Zoologischen Station zu Neapel; die Polystomen verdanke ich zum Theil der Güte des Herrn Obermedicinalrath Zeller in Winnenthal, theils fand ich sie in selbst gesammelten jungen Fröschen.

Bei allen drei Arten sind zwei Paar Augen vorhanden, deren Lage man an den unverletzten Thieren durch die dunkeln Pigmentbecher erkennt. Sie liegen dem Gehirn nahe an und stehen in den vier Ecken eines Trapezes, bei dem die längere der beiden parallelen Seiten nach hinten gelegen ist. Das vordere Paar schaut mit der Öffnung des Pigmentbechers nach hinten und außen, das hintere nach vorn und außen.

Zunächst gehe ich auf die *Augen von Tristomum molae* ein. Das Gehirn ist bei diesem Thiere von einer starken, wohl bindegewebigen Kapsel umgeben (Fig. 28*mb*). Diese Kapsel liegt jedoch dem Gehirn nicht dicht an, sondern es bleibt zwischen dem Theile des Gehirns, den man als Punktsubstanz zu bezeichnen pflegt, und der Kapsel ein ziemlich weiter Zwischenraum, der von einer netzförmigen oder schaumigen Füllmasse (*bg*) eingenommen wird. In dieser Füllmasse liegen die verhältnismäßig wenigen, zum Gehirn gehörigen Ganglienzellen und auch die beiden Augenpaare; Kerne, die zu der Füllmasse als solcher gehören könnten, vermochte ich nicht aufzufinden.

Die Augen von Tristomum molae setzen sich, wie die aller bisher betrachteten Plathelminthen, aus einem wahrnehmenden Theile und einem Hilfsapparat zusammen. Letzterer besteht lediglich aus dem sehr flachen Pigmentbecher. Dieser scheint auch hier zelliger Natur zu sein; wenigstens sieht man auf Schnitten einen mattblau gefärbten Zellleib mit gut erkennbaren Grenzen auf der konvexen Seite des Bechers über die Pigmentmasse hervorstehen; auch einen Zellkern glaube ich auf dieser Seite zu sehen, wenn auch dieser Beobachtung die wünschenswerthe Sicherheit abgeht.

Der wahrnehmende Apparat besteht aus einer Zelle (Fig. 29*sz*). Diese hat eine längliche Gestalt und liegt mit ihrer Längserstreckung in der Richtung der Becherachse; ihr dem Becher zugekehrtes Ende reicht dicht an dessen Innenwand heran. Auf der entgegengesetzten Seite zieht sich die Zelle in einen Nervenfortsatz aus; dieser verläuft bei dem vorderen Auge schräg nach hinten und unten, bei dem hinteren biegt er ziemlich scharf um und zieht, mit jenem vereinigt, zu dem Gehirn, in dessen Punktsubstanz sie beide eindringen.

Der Kern dieser Sehzelle, wie wir sie nennen müssen, ist groß und enthält ein dunkelfärbbares Kernkörperchen. Das Plasma der Zelle ist ausgesprochen fibrillär gebaut. Die Fibrillen liegen ziemlich locker neben einander, so dass diese Art des Aufbaues sehr auffällt; man sieht dabei deutlich an der Stelle, wo der Nervenfortsatz des hinteren Auges gegen das Gehirn umbiegt, die einzelnen Fibrillen diese Biegung machen.

An der Stelle, wo die Zelle dem Pigmentbecher anliegt, zeigt ihr Rand einen schmalen dunklen Saum, der deutlich gegen das hellere Zellplasma sich abhebt. Bei der Untersuchung mit homogener Immersion erkennt man nun, dass dieser Saum eine feine Streifung zeigt, die hier wie bei den Planarien auf eine Zusammensetzung aus kleinen Stiftchen zurückzuführen ist. Doch den Übergang dieser Stiftchen in die Fibrillen des Plasmas konnte ich hier in Folge der Ungunst der Präparate nicht beobachten.

Ganz ähnlich gebaut sind die *Augen von Tristomum papillosum* (Fig. 30). Auch sie liegen in unmittelbarer Nähe des Gehirns, das hier nicht von einer faserigen Kapsel umgeben ist. Auch bei ihnen ist ein Pigmentbecher vorhanden und eine einzige percipirende Zelle. Der Pigmentbecher ist wiederum sehr flach, wenn auch nicht so sehr wie bei der vorigen Art und lässt Andeutungen seiner Zellnatur erkennen.

Die Sehzelle jedoch zeigt einige Besonderheiten. Ihr Plasma ist ebenfalls deutlich fibrillär, die Fibrillen aber sind viel dichter gelagert, so dass der ganze Zellleib fester aussieht. Was aber das Bezeichnendste ist: die Stiftchenkappe erstreckt sich hier weit über die Zelle hinüber und ist nicht auf deren Berührungsfläche mit dem Pigmentbecher beschränkt. Ja sie ist auch noch obenein in zahlreiche Falten gelegt, so dass auf Längsschnitten durch die Sehzelle der Rand derselben vielfach eingebuchtet erscheint. Diese Faltungen kann ich mir nicht anders erklären, als dass sie der Vergrößerung der Kappenoberfläche und so der Vermehrung der kleinen Stiftchen dienen; wenn, wie ich oben bei der Besprechung der Tricladenaugen wahrscheinlich zu machen suchte, die Stiftchen mit der Lichtwahrnehmung besonders eng verknüpft erscheinen, so würde eine solche Vermehrung der Stiftchen die Lichtempfindlichkeit der Sehzelle erhöhen. Den Übergang der Stiftchen in Fäserchen des Zellleibes konnte ich hier an einzelnen Stellen wahrnehmen.

Diese Schilderungen zeigen, dass wir auch bei den Trematodenaugen genau dieselben Theile wiederfinden, die wir in den Tricladenaugen angetroffen haben, und zwar ähneln jene Augen sehr den Tricladenaugen der einfachsten Art, als deren Typus wir das Auge von Planaria torva betrachtet haben. Diese Ähnlichkeit ist so auffällig, dass ich sie hier gar nicht im Einzelnen zu verfolgen brauche.

Die *Augen von Polystomum integerrimum* habe ich an ganz jungen Thieren untersucht, wie man sie in halb- bis anderthalbjährigen Fröschen findet; die Thierchen hatten zum Theil erst zwei, zum Theil drei Paar Saugnäpfe an der hinteren Haftscheibe. Leider sind die Ergebnisse, die ich hier vortragen kann, nur durch Untersuchung frischer Thiere gewonnen; an den Längsschnitten, die ich gefertigt hatte, vermochte ich trotz wiederholten sorgfältigen Durchsehens die Augen nicht aufzufinden, da der Pigmentbecher wegen seiner hellen

Farbe am gefärbten Präparat keinen Anhaltspunkt beim Auffinden dieser Organe gab.

Diese Augen bieten bei der frischen Untersuchung ein seltsam buntes Bild: der Innenraum der braunen Pigmentbecher ist nämlich lebhaft gefärbt; sieht man von oben in den Pigmentbecher hinein, so erblickt man in der Mitte einen schön blauen Fleck, rings umgeben von einem rothen Rande (Fig. 33); sieht man jedoch den Pigmentbecher von der Seite an, so schmiegt sich der rothe Rand der konkaven Grenze des Pigmentbechers an und die blaue Färbung erfüllt dann den noch übrig bleibenden Becherraum (Fig. 34). Die Vergleichung dieser beiden Bilder ergiebt, dass der Pigmentbecher innen zunächst mit einer rothgefärbten Schicht überzogen ist und der noch übrige Hohlraum dann die blau gefärbte Substanz enthält. Nie geht eine der Farben über den Becherrand hinaus.

Bei der seitlichen Ansicht des Pigmentbechers erkennt man jedoch noch Weiteres: vor der Becheröffnung liegt ein heller ziemlich scharf umgrenzter Hof, das Halbrund des Bechers zur Scheibe, oder körperlich die Halbkugel zur Kugel ergänzend. Von dieser hellen Stelle sieht man bisweilen, ähnlich dem Halse einer Retorte, einen hellen Stiel abgehen; in dem hellen Hofe tritt eine scheibenförmige Stelle (Fig. 31 und 32 *szk*) deutlicher hervor durch eigenartige Lichtbrechung, die sie etwas röthlich erscheinen lässt. Bei Zusatz von Essigsäure hebt sich sowohl die Begrenzung des Hofes als vor Allem die der kleineren Scheibe schärfer von der Umgebung ab, und es erscheinen im Innern der letzteren einzelne hell lichtbrechende Körperchen.

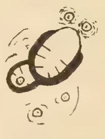
Wie sind diese Thatsachen zu erklären? Nach alledem, was wir von anderen Trematodenaugen und von den Plathelminthenaugen überhaupt wissen, kann die Deutung nicht zweifelhaft sein. Der helle Hof vor dem Pigmentbecher ist der aus dem Becher herausragende Theil der Sehzelle; die kleine helle Scheibe darin, welche bei Essigsäurezusatz Granulationen zeigt, ist der zugehörige Zellkern; der stielartige Fortsatz, den man auf manchen Präparaten sieht, ist der von der Sehzelle zum Gehirn abgehende Nerv. Wir hätten hier also in den Grundzügen den gleichen Bau wie bei den bisher betrachteten Trematodenaugen: ein einfaches Auge, dessen percipirender Theil aus einer Zelle besteht.

Wie aber mit dem rothen Saume, der der inneren Becherwandung sich anschmiegt? Hier weise ich darauf zurück, dass bei den Augen von Planaria torva die Stiftchenkappe mit rothem Farbstoff durchtränkt erschien. Könnte nicht dieser rothe Saum bei den Polystomenaugen etwas Ähnliches bedeuten; zwar konnte ich an ihm auch mit Ölimmersion keine Differenzirung erkennen, die auf das Vorhandensein von Stiftchen hindeutete, weil die braunen Körner des Pigmentbechers die Beobachtung störten; aber wir haben ja bei den beiden anderen Trematoden den gleichen Stiftchensaum wie bei Planaria torva gefunden; das macht die Anwesenheit eines solchen bei Polystomum nicht unwahrscheinlich.

Noch eine andere Thatsache spricht für unsere Deutung. Die rothe Färbung des Stiftchensaumes bei den Turbellarien fordert geradezu zu einem Vergleich mit der Färbung der Wirbelthierstäbchen durch den Sehpurpur heraus. Meine Versuche, einen Einfluss der Belichtung und Verdunkelung auf die rothe Färbung bei Planaria torva nachzuweisen und so diesen Vergleich durch Thatsachen zu stützen, missglückten. Bei Polystomum dagegen war eine solche Einwirkung unverkennbar. Brachte man die frisch aus der Harnblase des Fröschchens herauspräparirten durchsichtigen Thierchen unter das Mikroskop, so erschien die rothe (eben so wie die blaue) Farbe sehr voll; im Verlaufe der Untersuchung jedoch verblasste sie mehr und mehr. War dies die Folge der starken Belichtung, oder sollte das allmähliche Absterben des Thieres die Schuld tragen? Um dies zu entscheiden, setzte ich eine Anzahl der Würmer in physiologischer Kochsalzlösung vier Stunden lang der Einwirkung des diffusen Tageslichtes aus. Bei der Untersuchung zeigten sich die Farben (auch das Blau) bedeutend matter, wenn sie auch nicht ganz verblasst waren. Man kann sich nun sehr wohl denken, dass bei dem Aufenthalt in der dunklen Harnblase des Frosches dieser durch Licht zersetzbare rothe Farbstoff sich ansammelt, während bei den dem Lichte öfters ausgesetzten Turbellarien nur ein matter rother Schein vorhanden ist. Diese rothe Kappe, die die Sehzelle, so weit sie im Pigmentbecher steckt, überzieht, würde also vielleicht einer Stiftchenkappe zu vergleichen sein. — Wie die blaue Farbe zu erklären ist, weiß ich nicht.

Wenn unsere Deutung richtig ist, so würde auch das Auge von Polystomum integerrimum sich den einfachsten Turbellarien-Augen, wie sie in der Gruppe von Planaria torva sich finden, vollkommen zuordnen lassen.

Die Augen der Trematoden sind bisher von den Forschern sehr wenig beachtet worden. ZELLER (41, 42) beschreibt die Augen von Polystomum integerrimum und bildet in seiner zweiten Arbeit eines ab; er schildert sie als »dickwandige, bräunlich gefärbte Schälchen, deren Höhlung schön hellblau erscheint mit röthlichem Schimmer«. Eine Linse, die er bei der ersten Untersuchung nicht finden konnte, erwähnt er in der zweiten Arbeit: »sie liegt als ein helles, sehr kleines Kügelchen auf dem Grunde der Höhlung«. Es ist von vorn herein unwahrscheinlich, dass dieser gewissenhafte Beobachter etwas beschriebe, was gar nicht vorhanden ist. In der Tiefe des Pigmentbechers konnte ich jedoch bei Betrachtung von der Seite kein helles Kügelchen wahrnehmen; auf der Abbildung, die Zeller giebt, ist aber das Auge in der Ansicht von der Becheröffnung her gezeichnet; der helle Fleck, der als Linse eingetragen ist, würde nach Lage und Größe dem Zellkern entsprechen, nur dass dieser vor der Becheröffnung und nicht in der Tiefe der Höhlung gelegen ist. — Lang (26 II) hat das Auge von Tristomum molae untersucht und findet es aus vier Bestandtheilen zusammengesetzt: 1) aus einer schüssel- oder becherförmigen Pigmentanhäufung, die 2) einen kugeligen oder ovalen lichtbrechenden Körper umschließt, im Inneren mit Andeutungen von Stäbchen und Kernen; an diesen schließt sich 3) eine typische Ganglienzelle als Retina; dazu 4) Augenmuskeln, Bündel dorsoventraler Muskelfasern, die wohl das Zucken der Augen bewirken. Der unter 2) angeführte lichtbrechende Körper, mit Andeutungen von Stäbchen und Kernen, entspricht offenbar unserer Sehzelle; dagegen hat die Ganglienzelle (3) mit dem Auge nichts zu thun, sondern ist eine der zum Gehirn gehörenden Ganglienzellen, die in der Umgebung der Augen liegen. Was die Muskeln anbetrifft, so stimme ich der Auffassung Goto's (13) bei, »dass sie morphologisch den Namen Augenmuskeln nicht verdienen, wenn sie auch physiologisch großen Antheil an der Bewegung der Augen haben«. — Haswell (19) findet bei Temnocephala im Pigmentbecher auch einen stark lichtbrechenden rundlichen Körper, den er als Linse auffasst; derselbe ist undeutlich fibrillär gebaut und enthält nahe der Becheröffnung einen Kern, gegen die Basis zu zeigt er Spuren einer Theilung in besondere Segmente; vor der Becheröffnung und der Linse liegen zwei Ganglienzellen, die von denen des Gehirns nicht verschieden sind. Offenbar haben wir auch hier in der »Linse« mit dem Kern und den Theilungen am Grunde die Sehzelle des Auges zu erkennen, wobei die angegebenen Theilungen vielleicht als Stiftchensaum oder wohl eher als Faltungen, wie sie bei Tristomum papillosum vorkommen, zu deuten sind; die Ganglienzellen haben mit dem Auge kaum etwas zu thun. Ferner findet Haswell eine kugelige Zelle mit Kern, nahezu vom gleichen Durchmesser wie der im Pigmentbecher steckende Körper, völlig eingeschlossen in die Pigmentmasse des Bechers (vgl. die nebenstehende Wiedergabe von Haswell's Fig. 13, Taf. XXI); er giebt keine Deutung dafür. Vielleicht dürfte dieses Gebilde ein zweites Auge vorstellen, das jenem ersten dicht anliegt, aber anders gerichtet ist und somit quer getroffen wird, wenn man jenes der Länge nach schneidet. Diese Deutung ist um so einleuchtender, als Haswell für Temnocephala nur *ein* Augenpaar angiebt, während sonst die monogenetischen Trematoden deren zwei haben; die zwei Augenpaare wären also bei Temnocephala nur dicht an einander gerückt. — Goto (13) findet das vordere und hintere Auge verschieden zusammengesetzt; bei jenem ist die Linse ein ellipsoider Körper, der in einer Pigmentkappe steckt; unmittelbar vor ihr liegt eine ziemlich große Ganglienzelle, deren Fortsatz nahe an der Linse vorbei geht. Im hinteren Auge ist die Stelle der Linse von einer großen multipolaren Ganglienzelle mit einem großen kugeligen Kerne eingenommen, die ebenfalls in einem Pigmentbecher steckt Dieser letzte Fall stimmt offenbar zu dem, was ich bei den mir vorliegenden Objekten beobachtet habe; dagegen bin ich misstrauisch gegen die Angabe,



Textfig. 2.

das vordere und hintere Auge seien verschieden gebaut; wahrscheinlich stützt sich GOTO's Schilderung auf einen Schnitt, der das vordere Auge nicht in seiner Längsachse trifft und so den kernhaltigen Theil der Sehzelle vom Pigmentbecher trennt. Was seine physiologische Deutung als Temperatur-Sinnesorgane betrifft, so verliere ich darüber kein Wort.

Sehr seltsam ist es, wie immer die Auffassung wiederkehrt, dass der vom Pigmentbecher umgebene Theil des Auges die Linse sei, und dass man die wahrnehmenden Theile in Ganglienzellen zu sehen habe, die vor dieser Linse liegen. Wie soll man sich die Funktion einer Linse denken, zu der das Licht erst gelangt, wenn es die percipirenden Elemente schon getroffen hat!

V. Die Augen der Nemertinen.

Zur Untersuchung des Baues der Nemertinenaugen lagen mir nur zwei Arten vor: Eupolia delineata Hubr. und Drepanophorus spectabilis Qtrf.; zur Konservirung war 70procentiger Alkohol angewendet. Ich erhielt dies Material von der Zoologischen Station zu Neapel. Die Auswahl der Arten ist in so fern eine günstige, als die eine der Unterordnung der Anopla zugehört, die andere zu den Enopla zählt, oder, wenn ich mich auf BÜRGER's Eintheilung beziehe, die eine zu den Heteronemertinen, die andere zu den Metanemertinen gehört.

Bei beiden Arten sind die Augen in großer Anzahl vorhanden und liegen in zwei Reihen zu den Seiten des Kopfes vor dem Gehirn. Sie unterscheiden sich jedoch schon äußerlich sehr durch ihre Größenverhältnisse: die Augen von Eupolia sind recht klein, während die von Drepanophorus sich durch beträchtliche Größe auszeichnen. Die genauere Untersuchung ergiebt aber, dass sie noch durch viel wichtigere und bedeutende Unterschiede von einander abweichen.

Die *Augen von Eupolia delineata* (Fig. 34—36) sind einfacher gebaut; ich werde sie desshalb zuerst abhandeln. Sie bestehen wie alle bisher betrachteten Augen aus dem wahrnehmenden Theile und dem nur durch den Pigmentbecher vertretenen Hilfsapparat.

Der Pigmentbecher ist etwa halbkugelig und besteht aus zahlreichen kleinen Zellen; in diesen ist an der der Becherhöhlung zugekehrten Seite ein feinkörniges braunes Pigment abgelagert, die äußere pigmentlose Seite enthält den Kern.

Von dem wahrnehmenden Theile des Auges erkennt man zunächst eine Kappe von Zellen (Fig 34*sz*), die in einschichtiger epithelialer Anordnung dicht neben einander stehen; die Kappe sitzt der Mündung des Pigmentbechers so auf, dass sie ihn zur vollen Kugel ergänzt. Ich bezeichne diese Zellen als Sehzellen. Sie sind, wie alle Zellen unserer Thiere, klein und besitzen einen dunkel färbbaren Kern. An der dem Becher abgewandten Seite ziehen sie sich in Fäden aus, die als Nervenfasern zusammen den Sehnerven des Auges bilden. Schwieriger zu erkennen ist das sonstige Verhalten der Zellen. Wichtig ist, dass man nicht selten beobachten kann, wie sie auch in das Innere des Pigmentbechers einen Fortsatz schicken, der sich jedoch niemals weit verfolgen lässt; in der Mehrzahl der Fälle aber ist dieser Fortsatz ganz abgerissen. Das Innere des Pigmentbechers ist meist mit einer gleichmäßig granulirten Masse erfüllt, die keine Differenzirung erkennen lässt. An einigen günstigen Stellen (Fig. 35 *st*) erkannte ich jedoch anstatt dessen im Pigmentbecher deutlich schmale stabförmige Bildungen, die in ihrer ganzen Länge gleich breit sind und eine deutliche fibrilläre Streifung zeigen; sie laufen, einander etwa parallel, in der Richtung der Becherachse, gegen den Boden des Bechers ein wenig konvergirend; ihre inneren Enden werden hier undeutlich. Zwar sah ich an den Präparaten, die dies zeigten, nie einen Zusammenhang dieser Gebilde mit den Sehzellen; doch stimmte ihre Zahl etwa überein mit der Zahl der Sehzellen auf dem gleichen Schnitte (Fig. 35). Ich glaube annehmen zu dürfen, dass sie wahre Sehstäbchen sind und dass zu jeder Sehzelle ein solches Stäbchen gehört.

Bei dieser Annahme stütze ich mich einmal auf die angeführte Übereinstimmung in der Zahl zwischen Sehzellen und Stäbchen, und auf die Thatsache, dass ich an anderen Schnitten von den Sehzellen bisweilen Fortsätze in den Pigmentbecher hineinragen sah. Weiter aber bestärken mich in dieser Vermuthung die Erfahrungen, die ich bei der Untersuchung der Polycladenaugen gemacht habe. Bei den Augen von Thysanozoon und Discocelis fand ich dort den Inhalt des Pigmentbechers meist ebenfalls zu einer granulirten Masse geronnen und nur an einzelnen Augen konnte ich die Zusammensetzung desselben aus einzelnen Stäbchen erkennen; aber auch da fanden sich dieselben von den Sehzellen losgerissen; den Zusammenhang zwischen beiden musste ich nur durch den Vergleich mit Leptoplana erschließen.

Gehören also die Stäbchen, aus denen der Pigmentbecherinhalt sich zusammensetzt, wirklich zu den Sehzellen, so ergiebt sich ein Bau des Eupolia-Auges, wie ich ihn in dem Schema Fig. 36 darzustellen versucht habe: Die epithelartig neben einander stehenden Sehzellen bilden eine gewölbte Kuppel und senden jede nach außen einen Nervenfaden, der sie mit dem Gehirne verbindet, nach innen, in den Pigmentbecher hinein, ein fibrilläres Stäbchen, das wahrscheinlich der eigentlich lichtempfindliche Theil ist. Somit stimmte dieses Auge fast ganz mit den Augen der Polycladen im Bau überein. Ein Unterschied besteht hauptsächlich darin, dass hier die Sehzellen in einer gewölbten Kuppel und nicht wie dort in einer Ebene stehen. Dass der Pigmentbecher bei Eupolia nicht einzellig ist, wie bei den Polycladen, obgleich er den entsprechenden Bildungen bei diesen an Größe nachsteht, hat seinen Grund offenbar darin, dass bei den Nemertinen überhaupt die Zellen kleiner und zahlreicher sind als bei jenen.

Maße: Durchmesser der Becheröffnung 30 μ; Tiefe des Bechers 20 μ; Dicke der Becherwandung 6—7 μ; Größe der Kerne der Sehzellen $2{,}7 \times 4$ μ.

Ungleich verwickelter ist die Zusammensetzung der *Augen von Drepanophorus spectabilis* (Fig. 37—41). Der Pigmentbecher ist in Form und Aufbau dem von Eupolia ähnlich, nur bedeutend größer und verhältnismäßig tiefer.

Der wahrnehmende Apparat des Auges (Fig. 37) zeigt jedoch einen ganz anderen Bau als bei Eupolia. Sein außerhalb des Pigmentbechers gelegener Theil ergänzt diesen zur völligen Eiform; er ist nach außen mit einer anscheinend bindegewebigen Haut (*amb*) überzogen, wie wir es ähnlich bei Rhynchodemus terrestris fanden. Die Bestandtheile des wahrnehmenden Theiles sind von zweierlei Art. Auf Schnitten, die die Augenachse in ihrer Längserstreckung treffen, sehen wir im Bechergrunde ein Bündel dünner Fasern, die der Achse parallel gehen und mit ihren inneren Enden bis an die Becherwand heranreichen. Ihr unterstes Ende scheint ein wenig verdickt zu sein. Diese Fasern nehmen bei Eisenhämatoxylinfärbung eine sehr dunkle Farbe an, so dass man ihren Verlauf leicht verfolgen kann. Gegen die Becheröffnung weichen sie mehr aus einander und verbreitern sich an einer Stelle: hier enthalten sie einen schlanken fast spindelförmigen Kern, der sich ebenfalls sehr dunkel färbt. Jenseits des Kernes nehmen sie wieder ihre frühere Fasergestalt an und treten so aus dem Becher heraus. Wahrscheinlich gehen die Fortsetzungen dieser Fasern in den Sehnerven ein, den man auf horizontalen Längsschnitten durch das Thier in den vorderen hellen Theil des Auges am Becherrande eintreten sieht.

Das Vorhandensein eines Kernes in diesen Gebilden macht es unzweifelhaft, dass sie Zellenwerth haben. Ich trage kein Bedenken, sie für Sehzellen anzusehen und nenne sie zum Unterschied von den gleich zu beschreibenden anderen Zellen dieser Art faserförmige Sehzellen.

Auf zahlreichen Schnitten fand ich eine Erscheinung, deren Deutung mir Schwierigkeiten macht. Das mittlere Bündel der faserförmigen Sehzellen wird nahe seinem Ende durch einen dunklen Strich gekreuzt (Fig. 39), der bisweilen noch nach beiden Seiten hin Fortsetzungen zeigt. Es macht den Eindruck, als sei das Bündel von einem Faden umschnürt; doch kann ich auch mit den stärksten Vergrößerungen keinen Anhalt für eine einleuchtende Erklärung dieses Bildes finden.

Außer diesen Sehzellen finden sich im Pigmentbecher und dem vor ihm liegenden Raume des Auges noch andere Zellgebilde, deren Kerne mehr rund oder eiförmig sind und die an Zahl die vorigen bei Weitem übertreffen (Fig. 38 *ksz*). Die Kerne dieser Zellen sind umgeben von einer faserigen Plasmamasse, und nach zwei Seiten zieht sich der Zellkörper in Fortsätze aus. Nach dem vorderen Theile des Auges hin verdünnt sich die Zelle zu einem mattgefärbten Faden, einer Nervenfaser, die in den Augennerven eingeht. Nach dem Bechergrunde zu erstreckt sich dagegen ein etwas breiterer Fortsatz von fibrillärem Bau, der Anfangs meist der Augenachse parallel läuft, dann aber früher oder später gegen die Becherwand zu im Bogen umwendet und in einiger Entfernung von dieser letzteren trichterartig zu einem Kolben anschwillt; der der Wandung zugekehrte Saum dieses Kolbens ist durch dunklere Färbung besonders gekennzeichnet. Den Raum zwischen diesem verbreiterten Ende und der Becherwandung nimmt eine helle Masse ein, die senkrecht zu der Becherwandung eine deutliche Streifung zeigt; diese Streifen divergiren meist nach außen ein wenig. Man bekommt durch dies Bild den Eindruck, dass es sich hier um ein Bündel von Fasern handelt, die gegen die Becherwand zu etwas aus einander weichen. Das verbreiterte Ende der Zelle mit diesem Faserbüschel sieht einem großen Weißerpinsel nicht unähnlich, an den sich die übrigen beschriebenen Theile wie ein gebogener Stiel ansetzen würden. Diese Faserbündel sind am kürzesten im Grunde des Bechers und nehmen gegen die Ränder hin an Höhe zu.

Untersucht man die zuletzt geschilderten Bildungen mit stärksten Vergrößerungen (Zeiss, Apochromat hom. Imm. 2,0 mm), so erkennt man folgende Einzelheiten (Fig. 40): die Fasern des pinselartigen Endes (*sti''*) treten bis dicht an den Kolben heran und scheinen in denselben einzutreten. Am Rande des Kolbens sieht man eine dunkle Linie, die aus lauter einzelnen Pünktchen besteht; die Zwischenräume zwischen diesen Pünktchen entsprechen den einzelnen Fäserchen — es erinnert das an eine ähnliche Erscheinung, die ich bei den Epidermiszellen der Tricladen gesehen und in den Figg. 1 und 16 abgebildet habe. Der am Rande des Kolbens gelegene dunkle Saum (*sti'*) erscheint dicht quergestreift, wie wir das am Stiftchensaum der Sehkolben bei den Tricladen kennen lernten; er ist ebenfalls aus einer Art Stiftchen zusammengesetzt, die den Fäserchen des pinselförmigen Theiles möglicherweise der Zahl nach entsprechen und dann als deren Fortsetzung ins Innere des Kolbens anzusehen wären. Genaueres kann ich jedoch nicht hierüber angeben. An einzelnen Stellen schien es mir, als ob die inneren »Stiftchen« sich in feine Fäserchen fortsetzten, die dann in das fibrilläre Plasma des Kolbens eingehen. Ich will die Fasern des pinselartigen Anhanges als äußere Stiftchen, die im Kolben liegenden Stiftchen als innere bezeichnen. Man kann diese Beobachtungen natürlich nur an Kolben machen, die median geschnitten sind; seitliche oder schiefe Schnitte eignen sich nicht dazu.

Es ist mir nicht zweifelhaft, dass wir in den beschriebenen Bildungen ebenfalls Sehzellen vor uns haben, die in einer eigenartigen Weise ausgebildet sind: Von dem kernhaltigen schmalen Zellkörper geht nach außen der Nervenfaden ab, der zum Gehirn führt; nach innen geht ein dickerer Fortsatz, der an seinem Ende kolbig anschwillt und den Besatz der inneren und äußeren Stiftchen trägt. In letzteren dürfte man wohl den eigentlich lichtempfindlichen Bestandtheil sehen; sie wären also mit dem Stiftchenbesatz der Tricladen und den Stäbchen der Polycladen (und wohl auch von Eupolia) vergleichbar. Zum Unterschied von den faserförmigen Sehzellen will ich diese als kolbige Sehzellen bezeichnen.

Der ganze wahrnehmende Theil des Auges lässt sich nach seiner Anordnung mit einem Blumenstrauß vergleichen, in dessen Mitte eine Anzahl Grashalme (den faserförmigen Sehzellen entsprechend) eingebunden sind, rings umgeben von Blumen, die ihre Köpfe nach außen wenden (den kolbigen Sehzellen entsprechend); der Stiel des Straußes würde dem Sehnerven zu vergleichen sein; der Pigmentbecher sitzt dem wahrnehmenden Theil auf wie eine über den Strauß gestülpte dunkle Kappe. Um eine genauere Vorstellung von dem Aufbau des Auges zu geben, habe ich ein Schema desselben entworfen (Fig. 41), auf das ich verweise.

Maße: Durchmesser der Pigmentbecheröffnung 57 μ; Tiefe des Bechers 60—65 μ; Dicke der Becherwandung 8 μ; Breite der proximalen Verdickung einer kolbigen Sehzelle 7—8 μ; Kerne der kolbigen Sehzellen $2,7 \times 4$ μ; Kerne der faserigen Sehzellen $2 \times 6,5$ μ.

Das Vorhandensein von zweierlei verschiedenen Grundbestandtheilen im wahrnehmenden Theile des Auges hat durchaus nichts Befremdendes. Wir finden ja das Gleiche durchweg im Wirbelthierauge, wenn auch dort keine solche örtliche Sonderung vorhanden ist. Wir finden aber auch eine solche örtliche Sonderung zweier verschieden gebildeter Elemente in dem inneren Vorderauge von Salticus: GRENACHER's schöne Zeichnung dieses Organs (Sehorgan der Arthropoden, Taf. IV, Fig. 28) zeigt uns deutlich, dass ein inneres

Bündel von Zellen mit langgestreckten schlanken Stäbchen umgeben ist von anderen Zellen, deren Stäbchen auffallend kürzer und dicker sind. Welche Bedeutung freilich die Verschiedenheit dieser Gebilde hat, entzieht sich meiner Beurtheilung.

Für die faserförmigen Sehzellen haben wir im Plathelminthenauge noch keine Vergleichsstücke; dagegen lassen sich die kolbigen Sehzellen wohl den Sehzellen von Euplanaria gonocephala an die Seite stellen; wir haben ja auch schon ihre äußeren und inneren Stiftchen zusammen den Stiftchen der Planarien verglichen.

Für die ganze Auffassung des Drepanophorusauges ist der Befund am wichtigsten, dass auch hier Sehzellen vorhanden sind, deren proximale Enden im Pigmentbecher stecken und Einrichtungen tragen, die der Lichtempfindung dienen, während auf der distalen Seite die Sehzellen in Nervenfasern ausgehen, die zum Gehirn führen. Dies ist der gemeinsame Grundzug, den wir bisher in allen Plathelminthenaugen gefunden haben und somit auch der Vergleichspunkt, durch den sich die Augen von Drepanophorus denen der übrigen Plathelminthen anschließen lassen.

In welcher Beziehung die Augen von Drepanophorus zu denen von Eupolia stehen, darüber kann man aus den angeführten Thatsachen wenig schließen. Die Grundzüge des Baues sind bei beiden die gleichen; im Einzelnen aber sind die Verschiedenheiten so große, dass eine Zurückführung der einen auf die anderen ein Phantasiestück bleiben muss, so lange sich nicht bei anderen Nemertinen vermittelnde Zwischenformen finden lassen. Nach solchen zu suchen führt mich aber zu weit ab. Das Eine ist zweifellos, dass das Auge von Eupolia — die Richtigkeit meiner Beschreibung vorausgesetzt — die ursprünglichere, das von Drepanophorus die abgeleitetere Form darstellt.

Die wenigen Forscher, die sich mit der Untersuchung der Nemertinenaugen beschäftigt haben, behandeln fast nur die großen Augen von Drepanophorus. Sie weichen in ihrer Darstellung dieser Organe sehr von einander und von meiner Darstellung ab, stimmen aber doch wieder, jeder in einem anderen Punkte, mit einzelnen Theilen meiner Befunde überein, so dass die Vergleichung ihrer Schilderungen unter sich und mit der meinigen mir eine werthvolle Gewähr für die Richtigkeit meiner Ergebnisse liefert. Der Erste, der die Augen von Drepanophorus eingehender untersuchte, war HUBRECHT (21). Den vorderen hellen, über den Pigmentbecher hinausragenden Theil des Auges hält er für einen dioptrischen Apparat, eine »Linse«. An der Innenseite des Pigmentbechers erkennt er eine senkrecht zur Becherwand gestreifte Schicht, unsere äußeren Stiftchen, und deutet die Streifung dahin, dass diese Schicht aus Stäbchen zusammengesetzt sei. Die zwischen dieser Stäbchenschicht und der »Linse« gelegenen Zellen vergleicht er einem Glaskörper. Obwohl er nun in seiner Zeichnung (Taf. IV, Fig. 42) richtig die Abtheilungen andeutet, in die die »Stäbchenschicht« gemäß ihrer Zugehörigkeit zu den einzelnen Sehzellen zerfällt, kommt er doch nicht zu der Einsicht, dass die »Stäbchen« zu den Zellen gehören, die er als Glaskörper deutet. Er wird offenbar auf diese falsche Bahn gelenkt durch die Voraussetzung, dass der Augennerv von außen an den Boden des Pigmentbechers herantritt, eine Ansicht, die wiederum mit der Annahme einer »Linse« vor der Becheröffnung zusammenhängt, jedoch durch keine thatsächliche Beobachtung gestützt sein kann. — Später beschreibt Joubin (23) die Augen mehrerer Nemertinen: Polia curta, Poliopsis Lacazei und Drepanophorus rubrostriatus (= spectabilis). Gehen wir von seiner Schilderung des letzteren aus. Wie Hubrecht lässt er den Nerven vom Grunde des Pigmentbechers her in das Auge eintreten, und zwar durch ein Loch in der Becherwandung; er verfolgt dann den starken Nervenstrang in der Augenachse bis fast an die vordere Begrenzung (»Cornea«) des Auges; dort weichen die Nervenfasern aus einander, biegen um und ziehen in den unteren Theil des Auges, den Pigmentbecher, zurück. Dieser ist ausgekleidet mit großen Zellen, die der Becherwand anliegen und deren Kern ganz nach innen zu gelegen ist. Bei diesen Zellen angelangt, verdicken sich die einzelnen Nervenfasern zu einer kernartigen Anschwellung und verästeln sich dann baumförmig zwischen den Zellen; diese Verästelungen giebt Joubin sehr schön in einer Zeichnung wieder. Wie stimmt das zu unseren Befunden? Dass an die Außenseite der hinteren Becherwand kein Nerv herantritt, habe ich schon erwähnt; eben so wenig aber hat die Wandung hier ein Loch, durch das der Nerv hindurchtreten könnte. Das axiale Nervenbündel Joubin's ist offenbar nichts Anderes, als das Bündel der faserförmigen Sehzellen; diese hielt er für den Augennerven und postulirte wohl Loch und äußere Fortsetzung hinzu. Die Zellen, welche den Pigmentbecher innen auskleiden, sind offenbar die einzelnen, sehr deutlich abgegrenzten Abschnitte der äußeren Stiftchen; die Kerne dieser Zellen, die ja nach innen zu liegen sollen, können nichts Anderes sein als der dunkle Saum am Ende meiner kolbigen Sehzellen, der bei seitlichen und schrägen Schnitten nicht als Saum erscheint, sondern rundliche oder eiförmige Umrisse zeigt. Die ganzen übrigen Deutungen sind wohl nur eine Folge der ersten Annahme, dass das Bündel der faserförmigen Sehzellen Augennerv sei und als solcher vom Grunde des Pigmentbechers her in das Auge eintrete. — Das Auge von Polia (Eupolia) curta schildert Joubin ganz ähnlich wie das von Drepanophorus; ich konnte bei meinen Untersuchungen an der nahe verwandten Eupolia delineata von den von ihm geschilderten Verhältnissen nichts entdecken und bin sehr geneigt anzunehmen, dass Joubin bei diesen Untersuchungen, deren Schwierigkeit er stark betont, durch seine Befunde am Drepanophorus-Auge sehr beeinflusst wurde. — Etwa gleichzeitig mit Joubin giebt Bürger (6) eine Beschreibung der Augen von Drepanophorus. Er ist der Erste, welcher erkennt, dass der Nerv von der Seite der Pigmentbecheröffnung an das Auge herantritt; das bedeutet einen großen Fortschritt. Im Pigmentbecher beschreibt er eine Schicht stäbchenförmiger hyaliner Gebilde, die er »Stäbchen« nennt; sie sitzen mit einem Ende der Becherwand an, dem anderen Ende ist ein kurzer Kegel (»Krystallkegel«) aufgesetzt. An den Kegel setzt sich ein Faserstrang an, der in der Kuppel (vor dem Pigmentbecher) zu einem zellartigen Gebilde mit Kern (»Ganglienzelle«) anschwillt; zwischen Kegel und Ganglienzelle liegt im Faserstrang ein feiner Kern. Was hier Bürger als »Stäbchen« bezeichnet, sind nicht die gleichen Gebilde, die Hubrecht eben so nennt, nicht meine »äußeren Stiftchen«, sondern es sind die Bündel dieser Stiftchen, die je zu einer kolbigen Sehzelle gehören; den Zerfall dieser Gebilde in Stiftchen zeigten ihm seine Präparate nicht. Die Fortsetzung der »Krystallkegel« in einen Strang erkannte er richtig; doch die kernhaltige Anschwellung zwischen Kegel und Ganglienzelle kann ich nicht zugeben und muss mich da auf meine genau nach dem Präparat gezeichnete Fig. 38 berufen; BÜRGER's Abbildung (Taf. VI, Fig. 111) kann nichts beweisen, da sie offenbar schematisch ist. Ich vermuthe, dass BÜRGER hier die Kerne unserer faserförmigen Sehzellen gesehen und an eine falsche Stelle versetzt hat. Mit BÜRGER's Vorstellung von dem physiologischen Ineinandergreifen der vorhandenen Theile stimmt die meinige ganz überein. Später ändert BÜRGER (7) seine Auffassung der Theile des Auges in einem Punkte: er glaubt sich von dem Vorhandensein der Kerne überzeugen zu können, die JOUBIN in den die Becherwand auskleidenden »Zellen« gesehen hat und die er selbst früher wegen ihres starken Lichtbrechungsvermögens für Krystallkegel hielt. Gerade diese Selbstverbesserung hat mich veranlasst, auf den angeblichen Kern der »Stäbchenzellen« ganz besonders meine Aufmerksamkeit zu richten; die genaue, in Fig. 40 gegebene Darstellung überhebt mich weiteren Auseinandersetzungen. Wie sich die Verwechslung des dunkel gefärbten Kolbensaums mit einem Kerne erklären lässt, habe ich schon bei der Besprechung von JOUBIN's Arbeit aus einander gesetzt.

Schluss.

Die vorstehenden Untersuchungen umfassen Beispiele aus allen Ordnungen der Plathelminthen, bei denen das Vorhandensein von Augen bekannt ist. Sie haben gezeigt, wie überaus mannigfaltig die Gestaltung dieser Organe nicht nur in diesem ganzen Thierkreis, sondern auch in einzelnen Ordnungen desselben, ja selbst innerhalb noch engerer systematischer Verbände ist. Das Auge einer Planaria torva ist von dem der Euplanarien fast eben so sehr verschieden wie von den Polycladen- und Nemertinenaugen, und steht auf der anderen Seite dem der Rhabdocoelen und Trematoden weit näher als jenen.

Bei den einzelnen Abschnitten haben wir schon wiederholt Vergleichungen zwischen den verschiedenen Augenformen angestellt und dabei meist die Augen von Planaria torva zur Grundlage genommen. Der Grund dafür ist lediglich der, dass diese Augen unter den einfachsten Plathelminthenaugen von uns am eingehendsten untersucht sind; es soll aber durchaus nicht gesagt werden, dass gerade sie den Ausgangspunkt für die Entwicklung des Plathelminthenauges bildeten.

Es hat sich dabei als das Gemeinsame ergeben, dass überall das Auge zusammengesetzt ist aus Sinneszellen, die mit einem Theile ihres Umfanges in einem Pigmentbecher stecken; sie sind an diesem Theile mit besonderen Einrichtungen ausgestattet, die wahrscheinlich dazu dienen, sie für die Lichtempfindung zu befähigen und deren Besitz sie zu specifischen Lichtsinneszellen stempelt. Diese Einrichtungen bestehen entweder darin, dass das dem Becher zugekehrte Zellende mit feinen, meist dunkelfärbbaren Stiftchen besetzt ist, deren jedes sich in eine Fibrille des Zellplasmas fortsetzt; eine besondere Differenzirung erfahren diese Stiftchen bei Drepanophorus unter den Nemertinen, wo sie sich, wie mir scheint, über den Zellrand als feine Plasmafasern fortsetzen und so einen pinselartigen Aufsatz am Ende der Sehzelle erzeugen; oder aber es sind die Zellen in einen fibrillären stabförmigen Fortsatz ausgezogen, den man im Vergleich mit den entsprechenden Theilen der Sehzellen bei den Wirbelthieren als »Sehstäbchen« bezeichnen kann.

Diese Sinneszellen sind, im Verhältnis zu dem als Blendung dienenden Pigmentbecher, stets so angeordnet, dass die lichtwahrnehmenden Enden dem einfallenden Lichtstrahl abgekehrt sind, dass also der letztere zunächst den Zellkörper dieser Zellen passiren muss, ehe er durch Einwirkung auf jene modificirten Enden zur Wahrnehmung gelangt.

Diese durchgehende Bergung der Stiftchenkappen und Stäbchen in dem Pigmentbecher — Ausnahmen bilden nur Rhynchodemus terrestris und Tristomum papillosum — während die kernhaltigen Zellkörper fast überall der allseitigen Belichtung ausgesetzt sind, deutet offenbar darauf hin, dass das Licht nur dann von den Sinneszellen wahrgenommen wird, wenn es jene specifisch umgeänderten Theile derselben trifft, nicht aber, wenn es auf andere Theile des Zellkörpers fällt.

Für die Lichtwahrnehmung nicht ohne Bedeutung scheint auch die rothe Färbung, die die wahrnehmenden Theile im frischen Zustande zeigen; leider erstrecken sich meine Untersuchungen hierüber noch auf zu wenige Fälle, als dass ich schon allgemeinere Angaben machen könnte.

Die Elementartheile des Sehorgans, wie sie bei den Plathelminthen vorhanden sind, gleichen im Allgemeinen ganz denen, die sich in den Augen anderer Thiere finden: primäre Sinneszellen mit Einrichtungen, die sie zur Lichtwahrnehmung befähigen; so bei den höheren Würmern, den Arthropoden, Mollusken und Vertebraten. Jedoch nur bei niedriger organisirten Augen gehen die Nervenfortsätze dieser Zellen direkt zum Gehirn: außer bei den Plathelminthen noch bei den Egeln, Lumbriciden, den verschiedenen mit Augen versehenen Polychäten, bei den niedersten Krustern sowie bei den Stemmata vieler höherer Arthropoden. Wo wir höher organisirte Augen treffen, wie bei den Mollusken, den meisten Arthropoden und den Wirbelthieren, findet sich für jedes Auge ein besonderes Centralorgan (Ganglion opticum), das mit der Retina meist in enger anatomischer Verbindung steht und in dem die von den Sehzellen aufgenommenen Lichteindrücke wohl erst bis zu einem gewissen Grade verarbeitet werden, ehe sie zum Gehirne geleitet werden.

Die Unterschiede zwischen den Plathelminthenaugen werden, wie ich das für die Tricladen oben schon aus einander setzen konnte, einerseits bedingt durch die Vermehrung der Sinneszellen, die ein Auge zusammensetzen, und andererseits durch geringere oder größere Modifikationen in der Form der Zellen, die jedoch häufig gerade durch jene Vermehrung derselben veranlasst werden (vgl. oben p. 537).

Die verbreitetste Augenform ist unbedingt diejenige vom Torva-Typus: eine oder wenige Sehzellen stecken mit ihren Enden in einem Pigmentbecher und tragen auf dem so geborgenen Ende einen Stiftchenbesatz. Wir finden diese Form bei den um Planaria torva gruppirten Tricladen, bei den Rhabdocölen und den Trematoden. Da sie eine so weite Verbreitung zeigt und bei Gruppen vorkommt, denen man eine gewisse Ursprünglichkeit der Organisation zuerkennen muss, und da sie ferner auch unstreitig den einfachsten Bau unter den verschiedenen Augenformen aufweist, so darf man wohl annehmen, dass der Ausgangspunkt der Plathelminthenaugen ein Organ war, das dieser Augenform nahe stand.

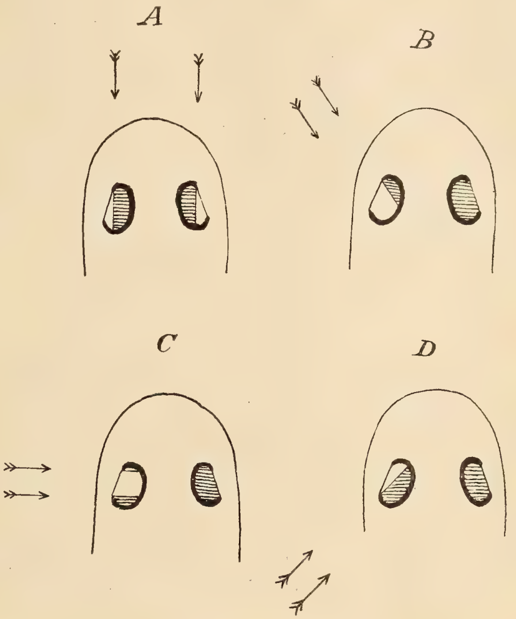
Von hier aus haben sich nun die verschiedenen Augentypen nicht in der Weise entwickelt, dass man eine fortlaufende Reihe vom einfacheren zum zusammengesetzteren aufstellen könnte; vielmehr gehen von dieser Stammform mehrere Zweige aus, die sich ihrerseits wieder verästeln. Dabei können freilich wohl in verschiedenen Entwicklungsreihen ähnliche Glieder auftreten: so gleicht das Auge von Eupolia dem von Leptoplana in vielen Stücken; trotzdem müssen wir wegen der sonstigen Verschiedenheiten der zwei Thiergruppen, denen diese Thiere zugehören, annehmen, dass diese Organe von Anfang an getrennt aus der einfachen Grundform hervorgegangen sind.

Am leichtesten ist es ja bei den Tricladen, wahrscheinlich zu machen, dass die komplicirteren Augen von Dendrocoelum und Euplanaria aus dem einfachen Torva-Auge hervorgegangen sind. Wenn die nahe Verwandtschaft dieser drei Gattungen einen solchen Zusammenhang von vorn herein vermuthen lässt, so erhebt die große Übereinstimmung, die sich, bei allen Verschiedenheiten, im Bau der Augen hier findet, diese Annahme nahezu zur Gewissheit.

Wenn man nicht etwa behaupten will, dass die verschiedenen Augenformen, denen wir bei den Plathelminthen begegnen, sich unabhängig von einander entwickelt haben — was bei der steten Wiederkehr der gleichen Grundzüge in all diesen Augen unwahrscheinlich ist — und wenn man zugiebt, dass die Augen der Rhabdocoelen und der Torva-Gruppe, — die jene gemeinsamen Grundzüge in der denkbar einfachsten Weise verkörpern — dem Ausgangspunkte dieser Entwicklung am nächsten stehen, so muss man unbedingt auch die Folgerung zugeben, dass der ganze Gang der Stammesentwicklung bei den Plathelminthen nicht die entgegengesetzte Richtung genommen haben kann, als der Gang der Augenentwicklung. Unmöglich kann nun das Auge von Planaria torva, oder das eines Rhabdocölen sich aus so komplicirten Bildungen entwickelt haben, wie sie sich bei den Polycladen finden. Das veranlasst mich Stellung zu nehmen gegen die Lang'sche Hypothese, dass die tricladen und rhabdocölen Turbellarien von den Polycladen abzuleiten seien, und ich stimme mehr mit von Graff überein, der umgekehrt die Tricladen und Polycladen von Rhabdocölen ableiten will. Ob wir wirklich die Acölen als Vorfahren der anderen Turbellarien ansehen sollen, kann ich hier natürlich nicht entscheiden. Es braucht ja keine der jetzt lebenden Formen diese Rolle gespielt zu haben; vielmehr mag der rhabdocölenähnliche Turbellarien-Ahn noch mehr ctenophorenartige Bildungen an sich getragen haben, die er dann den Polycladen besonders vererbte. Doch hiermit kommen wir zu weit in das Gebiet der Hypothese. — Bei den Trematoden würde, was den Bau der Augen angeht, kein Hinderungsgrund vorliegen, sie mit Lang (28) in die Nähe der Tricladen zu stellen.

Wenn die Nemertinen von vielen Forschern, und zuletzt mit aller Entschiedenheit von Bürger (7) in die Verwandtschaft der Turbellarien, also in den Thierkreis der Plathelminthen gestellt werden, so sind meine Befunde über den Bau ihrer Augen dazu angethan, eine weitere Stütze dieser Ansicht zu bilden: denn das Auge von Eupolia ist dem der Polycladen sehr ähnlich, das von Drepanophorus zeigt ebenfalls unbedingt den Charakter des Plathelminthenauges. Zugleich entsprechen aber der abgesonderten Stellung dieser Thiergruppe die weitgehenden Eigenthümlichkeiten, die insbesondere die Drepanophorus-Augen vor denen anderer Plathelminthen auszeichnen.

Was die Leistungen der Plathelminthenaugen anbetrifft, so ist auf jeden Fall sicher, dass jenen am niedrigsten organisirten Augen, die nur aus einer oder wenigen Sehzellen bestehen, eine Bildwahrnehmung nicht zukommt. Sie vermögen wohl nur Licht im Allgemeinen, sowie quantitative und qualitative Unterschiede desselben wahrzunehmen. Durch ihre Einrichtungen sind sie außerdem befähigt, die Richtung, in der die Lichtquelle sich befindet, dem Thiere zum Bewusstsein zu bringen. Indem nämlich der Pigmentbecher des Auges die Lichtstrahlen bald von diesem, bald von jenem Theile der lichtempfindlichen Zellenden, bald auch ganz abhält, je nach der Richtung, in der sie auffallen, so werden dem entsprechend verschiedene Eindrücke im Auge hervorgerufen. Die beigezeichneten Schemata (Textfig. 3 *A*—*D*) verdeutlichen das. Kommt das Licht von vorn (*A*), so werden, gemäß der etwas nach vorn gekehrten Lage der Augenbecher, in beiden Augen die hinteren Theile des lichtempfindenden Becherinhaltes getroffen; kommt das Licht von der Seite, so wird nur das Auge der betreffenden Seite, und zwar je nach der Lichtrichtung in seinem hinteren (*B*), mittleren (*C*) oder vorderen (*D*) Theile gereizt; das andere Auge wird nicht getroffen. Kommt das Licht von hinten, so werden beide Augen nicht getroffen; desshalb kriecht wohl auch der Wurm, wenn er vom Lichte belästigt wird, in der Richtung des Lichtstrahls fort (vgl. p. 550). Wenn das Auge nur eine Sinneszelle enthält, so werden sich diese verschiedenartigen Beleuchtungen von der Seite her hauptsächlich durch quantitative Unterschiede in der Reizstärke geltend machen, denn in der gleichen Sinneszelle wird sich der Eindruck wohl nur nach der Zahl der getroffenen Stiftchen, nicht aber nach deren Lage richten. Je mehr Sehzellen dagegen



Textfig. 3 *A*—*D*.
Verschiedene Belichtung der Planarienaugen bei verschiedener Lichtrichtung. Die Augenbecher sind im Verhältnis zur Größe des Kopfes übertrieben groß gezeichnet. Die Pfeile deuten die Lichtrichtung an; die nicht vom Licht getroffenen Theile des Becherinhaltes sind schraffirt.

in den Bau des Auges eingehen, um so größer werden die Unterschiede sein, indem in dem einen Falle (*B*) die einen Zellen beleuchtet, die anderen dunkel sind und im anderen Falle (*D*) umgekehrt. Hierin und in der Zunahme der Empfindungsstärke selbst ist offenbar der Vortheil zahlreicherer Sehelemente zu suchen, wie wir sie in den Tricladenaugen treffen.

Auch von den Augen von Dendrocoelum und Euplanaria glaube ich nicht, dass sie einer Bildwahrnehmung fähig sind; denn in Folge der Anordnung der Sehkolben muss bei ihnen derselbe Lichtstrahl in vielen Fällen mehrere Elemente treffen. Dasselbe gilt von den Augen von Drepanophorus. Wenn man bei einem Auge Bildwahrnehmung annehmen wollte, so könnte es wohl nur das der Polycladen sein, bei denen die Stäbchen neben einander in einer Ebene liegen. Aber auch hier sind die Stäbchen nicht durch Pigmenthüllen von einander getrennt, so dass die von einem Punkte ausgehenden Strahlen viele Stäbchen auf einmal treffen könnten: es ist mir also auch hier nicht wahrscheinlich, dass das Auge der Bildempfindung fähig sei.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor EIMER, der mir die Hilfsmittel des hiesigen Zoologischen Instituts in freigebigster Weise zur Verfügung stellte, bin ich zu großem Danke verpflichtet. Eben so bin ich den Herren Obermedicinalrath Dr. ZELLER in Winnenthal, Dr. A. COLLIN in Berlin und Dr. O. FUHRMANN in Genf, sowie der Zoologischen Station in Neapel, denen ich einen guten Theil des verarbeiteten Materials zu verdanken habe, für ihre Freundlichkeit sehr verbunden.

Tübingen, Ende Oktober 1896.

Nachtrag.

Herr Geheimrath EHLERS hatte die Güte, mir beim Empfang des Manuskripts dieser Arbeit mitzutheilen, dass in dem zur Ausgabe nahezu fertigen 2. Hefte des 62. Bandes dieser Zeitschrift eine Abhandlung über den gleichen Stoff wie die meinige abgedruckt sei. Dank der Freundlichkeit des Verfassers, Herrn Dr. E. JÄNICHEN in Wolfenbüttel, konnte ich, noch vor dem Erscheinen jenes Heftes, in diese Arbeit (»Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges«) Einblick nehmen. Sie beschäftigt sich mit dem Augenbau bei einer Anzahl triclader Turbellarien. Mit Vergnügen sehe ich, dass in den wesentlichen Punkten die beste Übereinstimmung zwischen unseren Ergebnissen herrscht, vor Allem über den Gesammtaufbau des Tricladenauges, wie ein Vergleich von JÄNICHEN's Textfigur 5 (p. 261) mit meiner Fig. 20 zeigt, die beide ein Schema des Auges von Euplanaria gonocephala geben. Was die Abweichungen betrifft, so beziehen sie sich meist auf den feineren Bau der Sehkolben und auf einige Nebensächlichkeiten. In allen diesen Punkten kann ich meine Angaben vollständig aufrecht erhalten.

Im Einzelnen möchte ich Folgendes hinzufügen: Die abweichende Schilderung, die JÄNICHEN von der feineren Beschaffenheit der Sehkolben bei Euplanaria gonocephala giebt, ist wohl auf Rechnung seiner Untersuchungsmethoden (Maceration, Pikrinschwefelsäure) zu setzen. Was die »vordere Augenmembran« betrifft, so ist zweifellos häufig eine scharfe Grenze vor der Öffnung des Pigmentbechers zu bemerken, in anderen Fällen jedoch nicht (vgl. meine Fig. 16); mir scheint es, dass am Becherrand die Pigmentzellen sich zu einem feinen Häutchen ausziehen, das bis dicht an die Stiele der Sehkolben reicht; eine wirkliche, durchbohrte Membran vermag ich nicht anzunehmen. — Bei Dendrocoelum lacteum fand ich den Pigmentbecher stets einzellig. Mit der Schilderung der Sehkolben kann ich mich nicht einverstanden erklären; die radiär gestreifte Hülle derselben, die JÄNICHEN auf Querschnitten sah, erinnert an die von mir geschilderte »Stiftchenkappe«. — Was das Polycelisauge anbetrifft, so zeichnet JÄNICHEN in Fig. 20 am oberen Sehkolben des unteren Auges einen deutlich erkennbaren, dem Pigmentbecher zugekehrten Saum, der wohl auch als Stiftchenkappe zu deuten wäre; im Text sagt er nichts darüber. Außerhalb des Pigmentbechers liegende Sehkolben konnte ich nicht finden. Die von JÄNICHEN auf Fig. 16 abgebildeten, im Verlaufe der Nervenfasern liegenden Zellkerne dürften Kerne der Sehzellen sein, was wohl auch JÄNICHEN's Ansicht entsprechen wird.

Tübingen, den 10. November 1896.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. K. E. v. BAER, Beiträge zur Kenntnis der niederen Thiere. VI. Über Planarien. in: Nova Acta Ac. Leop. Carol. Tom. XIII. 1826.
2. L. BÖHMIG, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. Zool. Anz. Nr. 260. 10. Jahrg. 1887.
3. Ders., Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. I. Das Genus Graffilla. in: Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.
4. Ders., Dessgl. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. in: Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891.
5. M. BRAUN, Die rhabdocölen Turbellarien Livlands. in: Archiv f. d. Naturkunde Liv-, Esth- und Kurlands. 2. Serie. Bd. X. 2. Lief. 1885.

6. O. Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. in: Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
7. Ders., Die Nemertinen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 22. Monographie. 1895.
8. J. Carrière, Die Augen von Planaria polychroa Schmidt und Polycelis nigra Ehrbg. in: Arch. f. mikr. Anat. XX. 1881.
9. Ders., Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.
10. A. Dendy, The Anatomy of an Australian Land Planarian. in: Trans. Roy. Soc. Victoria 1889; citirt nach d. Neapler Zoolog. Jahresbericht f. 1890.
11. A. Dugès, Recherches sur l'organisation et les moeurs des Planariées. in: Ann. Sc. Nat. T. XV. 1828.
12. O. Fuhrmann, Die Turbellarien der Umgegend von Basel. Revue Suisse Zoolog. T. II. 1894.
13. Seitaro Goto, Studies on the Ectoparasitic Trematodes of Japan. in: Journ. College of Science. Imp. Univ. Japan. Vol. VIII. 1894.
14. L. v. Graff, Kurze Mittheilung über fortgesetzte Turbellarienstudien. in: Zool. Anz. Nr. 26. 2. Jahrg. 1879.
15. Ders., Zur Kenntnis der Turbellarien. in: Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
16. Ders., Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. 1882.
17. Ders., Pelagische Polycladen. in: Diese Zeitschr. Bd. LV. 1893.
18. P. Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. in: Travaux de l'Institut Zool. de Lille. Fasc. II. Lille 1879.
19. W. A. Haswell, On Temnocephala, an Aberrant Monogenetic Trematode. in: Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. XXVIII. 1888.
20. R. Hertwig, Über das Auge der Planarien. in: Jen. Zeitschr. Bd. XIV. Suppl. 1880.
21. A. A. W. Hubrecht, Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. in: Verhandelingen der koninkl. Akad. van Wetensch. 20. Deel. 1880.
22. I. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). in: Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.
23. L. Joubin, Sur les Turbellariés des Côtes de France. Arch. Zool. exp. et gén. 2e Série. T. VIII. 1890.
24. W. Keferstein, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. in: Abhandl. d. kgl. Gesellsch. d. Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XIV. 1868.
25. J. v. Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien, Rhynchodemus terrestris O. F. Müll. und Geodesmus bilineatus Metschn. in: Würzburger Zool. Arbeiten. Bd. V. 1882.
26. A. Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen.
    I. Das Nervensystem der marinen Dendrocölen (Polycladen). in: Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. I. 1879.
    II. Das Nervensystem der Trematoden. Ebenda. Bd. II. 1880.
    IV. Das Nervensystem der Tricladen. Ebenda. Bd. III. 1881.
    V. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen. Ebenda. Bd. III. 1881.

27. A. Lang, Der Bau von Gunda segmentata etc. Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. III. 1881.
28. Ders., Die Polycladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 11. Monogr. 1884.
29. G. H. Lehnert, Beobachtungen an Landplanarien. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 57. Bd. I. 1891.
30. F. Leydig, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. 1864.
31. J. C. C. Loman, Über neue Landplanarien von den Sunda-Inseln. in: Zool. Ergebn. der Reise nach Niederländ. Ost-Indien von M. Weber. 1. Heft. 1890. Citirt nach d. Neapler Zool. Jahresber. f. 1890.
32. E. Metschnikoff, Über Geodesmus bilineatus nob. Bull. Acad. St. Pétersbourg. T. IX. 1866.
33. Ch. S. Minot, Studien an Turbellarien. in: Würzburger Zool. Arbeiten. Bd. III. 1876.
34. H. N. Moseley, On the Anatomy and Histology of the Land-Planarians of Ceylon. in: Philosoph. Transactions 1874.
35. O. F. Müller, Historia vermium. 1773—1774.
36. Ferd. Schmidt, Graffilla Brauni n. sp. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 52. Bd. I. 1886.
37. M. Schultze, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald 1851.
38. Frz. Ferd. Schulze, De planariarum vivendi ratione et structura penitiori nonnulla. Diss. Berlin 1836.
39. F. Vejdovský, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. in: Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
40. A. Wendt, Über den Bau von Gunda ulvae. in: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 54. Bd. I. 1888.
41. E. Zeller, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrimum Rud. in: Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
42. Ders., Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomeen. in: Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Die an den Pfeilen angebrachten Buchstaben bedeuten:

v, vorn;
h, hinten;
r, rechts;
l, links;
p, proximal;
d, distal.

Sonstige Abkürzungen:

amb, die das Auge vorn abschließende Membran;
bg, bindegewebige Füllmasse;
da, Darm;
ep, Epithel;
fsz, faserförmige Sehzelle;
g, Gehirn;
gz, Ganglienzelle;
ksz, kolbige Sehzelle;
mb, starke, das Gehirn umhüllende Membran;
mu, Muskeln;
n, Nerv;
pb, Pigmentbecher;
pbk Kern der Pigmentbecherzellen;
pm, Pigmentmasse;

ps, sog. Punktsubstanz des Gehirns;
sk, Sehkolben;
sn, Sehnerv;
st, Sehstäbchen;
sti, Stiftchenbesatz der Sehzelle;
sti', *sti''*, innere und äußere Stiftchen (bei den kolbigen Sehzellen von Drepanophorus);
sz, Sehzelle;
szk, Kern der Sehzelle;
wg, Kanal des Wassergefäßsystems.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Schnitt durch das Auge von Planaria torva, parallel der Augenachse; der Pfeil I in Fig. 3 verdeutlicht die Richtung des Schnittes. Vergr. 750fach.

Fig. 2. Dessgleichen; der Pfeil II in Fig. 3 verdeutlicht die Schnittrichtung. Vergr. 650fach.

Fig. 3. Schnitt durch das Auge von Planaria torva senkrecht zur Augenachse. Vergr. 450fach.

Fig. 4. Schnitt durch das Auge von Planaria alpina senkrecht zur Augenachse. Vergr. 450fach.

Fig. 5. Halber Querschnitt durch das Vorderende von Planaria vitta mit Auge und Gehirn. Vergr. 300fach.

Fig. 6. Schnitt durch das Auge von Gunda ulvae, senkrecht zur Augenachse, mit vier Sehzellen. Vergr. 350fach.

Fig. 7. Schnitt durch ein Auge von Polycelis tenuis, parallel der Augenachse mit drei Sehzellen, deren Grenzen durch die Vorragungen der Pigmentbecherwand besonders deutlich werden. Vergr. 750fach.

Fig. 8. Dessgleichen, mit zwei Sehzellen; der Schnitt geht etwas seitlich durch die Sehzellen; er zeigt den Kern der Pigmentbecherzelle. Vergr. 750fach.

Fig. 9. Schnitt durch ein Auge von Polycelis tenuis, senkrecht zur Augenachse. Vergr. 350fach.

Fig. 10. Senkrechter Längsschnitt durch das Vorderende von Dendrocoelum lacteum, mit Auge, Sehnerv (*sn*) und Gehirn (*g*). Der Schnitt durch das Auge geht natürlich nicht parallel der Augenachse; die hinter dem Auge gelegenen Sehzellen (*sz*) würden um den hinteren Rand des Augenbechers, der weggeschnitten ist, also vor der Ebene der Zeichnung, mit den zugehörigen Sehkolben in Verbindung treten. Vergr. 260fach.

Fig. 11. Schnitt durch ein Auge von Dendrocoelum lacteum parallel der Augenachse. Die Sehkolben (*sk*), die in dem vorliegenden Präparate wenig deutlich waren, sind schematisch eingezeichnet. Vergr. 750fach.

Fig. 12. Sehkolben aus dem Pigmentbecher von Dendrocoelum lacteum; *a* und *b* längs, *c* quer geschnitten. Vergr. 750fach.

Fig. 13. Horizontaler Längsschnitt durch das Vorderende von Rhynchodemus terrestris mit den Augen. Vergr. 90fach.

Fig. 14. Schnitt durch das Auge von Rhynchodemus terrestris, schräg zur Augenachse. Vergr. 850fach.

Fig. 15. Pigmentbecher des Auges von Rhynchodemus terrestris, *a* von der Seite, *b* von unten gesehen; durch Druck auf das Deckgläschen sind die einzelnen Zellen ein wenig aus einander gedrängt, so dass die hellen Linien den Zellgrenzen entsprechen. Vergr. 400fach.

Fig. 16. Schnitt durch das Auge von Euplanaria gonocephala, parallel der Augenachse; vor der Becheröffnung liegen die Körper der Sehzellen vertheilt; zwischen diesen und der Becheröffnung erstreckt sich, senkrecht zur

Epidermis, ein Kanal des Wassergefäßsystems. Die Pigmentkörnchen in der Becheröffnung gehören dem durch den Schnitt fortgenommenen vorderen Rande des Pigmentbechers zu. Vergr. 170fach.

Fig. 17. Theile von Schnitten durch das Auge von Euplanaria gonocephala, parallel der Augenachse, um den Zusammenhang der Sehkolben mit den vor dem Becher liegenden Zellkörpern der Sehzellen zu zeigen; *a* dorsaler, *b* ventraler Theil eines Auges. Vergr. 80fach.

Tafel XXVIII.

Fig. 18*a–d*. Sehzellen von Euplanaria gonocephala. Die Pfeile zeigen die Richtung der Epidermis an und deuten mit der Spitze gegen die Öffnung des Pigmentbechers. Vergr. 600fach.

Fig. 19. Enden der Sehkolben von Euplanaria gonocephala. Vergr. 700fach.

Fig. 20. Schematische Darstellung des Auges von Euplanaria gonocephala auf einem senkrechten Schnitt parallel der Augenachse. Vergr. etwa 120fach.

Fig. 21. Rechtes Auge von Derostoma sp. Vergr. 750fach.

Fig. 22. Rechtes Auge von Derostoma sp., mit zwei Sehzellen. Vergr. 750fach.

Fig. 23. Auge von Derostoma unipunctatum mit Kern (auf einem Längsschnitt durch das Thier). Vergr. 750fach.

Fig. 24. Linkes Auge von Derostoma unipunctatum mit darüber liegender Pigmentmasse (auf einem Querschnitt durch das Thier). Vergr. 750fach.

Fig. 25*a* u. *b*. Zwei auf einander folgende Schnitte durch ein nach vorn offenes Gehirnhofauge von Leptoplana tremellaris, nahezu senkrecht zur Augenachse; der Schnitt *b* liegt dem Bechergrunde näher als *a*; in *a* sieht man unter den Zellgrenzen die Querschnitte der Sehstäbchen angedeutet; was man im gleichen Präparat nur bei zwei verschiedenen Einstellungen sieht, ist hier in eine Ebene gezeichnet. Vergr. 700fach.

Fig. 26. Schnitt durch ein nach der Seite offenes Gehirnhofauge von Leptoplana tremellaris, parallel der Augenachse. Vergr. 700fach.

Fig. 27. Schnitt durch ein nach oben offenes Tentakelauge von Leptoplana tremellaris. Vergr. 700fach.

Fig. 28. Theil eines Längsschnittes durch das Vorderende von Tristomum molae, das Gehirn mit den Augen enthaltend, aus drei auf einander folgenden Schnitten kombinirt; nach vorn geht vom Gehirn ein Nerv ab; hinter dem Gehirn ist ein Nerv quer geschnitten. Vergr. 250fach.

Fig. 29. Hinteres Auge von Tristomum molae, aus zwei auf einander folgenden Schnitten kombinirt. Vergr. 750fach.

Fig. 30. Auge von Tristomum papillosum, aus zwei auf einander folgenden Schnitten kombinirt, ein wenig schematisirt. Vergr. 750fach.

Fig. 31. Rechtes hinteres Auge eines jungen (mit zwei Saugnapfpaaren versehenen) Polystomum integerrimum, von der Seite gesehen. Vergr. 550fach.

Fig. 32. Auge eines jungen Polystomum integerrimum, von der Seite gesehen im optischen Durchschnitt; in den natürlichen Farben. Vergr. 550fach.

Fig. 33. Auge eines jungen Polystomum integerrimum die Becheröffnung dem Beschauer zukehrend; in den natürlichen Farben. Vergr. 550fach

Fig. 34. Schnitt durch ein Auge von Eupolia delineata, parallel der Augenachse; der Pigmentbecherinhalt ist geronnen. An dem mehrzelligen Pigmentbecher sieht man auf diesem Schnitte nur einen Zellkern (*pbk*). Vergr. 750fach.

Fig. 35. Dessgleichen; der Pigmentbecherinhalt zeigt sich deutlich aus längsgestreiften Stäbchen zusammengesetzt. Vergr. 750fach.

Fig. 36. Schematischer Schnitt durch das Auge von Eupolia delineata, parallel der Augenachse.

Fig. 37. Medianschnitt durch das Auge von Drepanophorus spectabilis. Vergr. 700fach.

Fig. 38. Schnitt durch das Auge von Drepanophorus spectabilis, parallel der Augenachse, seitlich von dieser. Vergr. 700fach.

Fig. 39. Unterer Theil eines Medianschnittes durch das Auge von Drepanophorus spectabilis; die faserförmigen Sehzellen (*fsz*) erscheinen an ihrem Ende wie mit einem Faden umbunden. Vergr. 700fach.

Fig. 40. Endtheil einer kolbenförmigen Sehzelle von Drepanophorus spectabilis. Vergr. 800fach.

Fig. 41. Schematischer Medianschnitt durch das Auge von Drepanophorus spectabilis.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L.

Von

Dr. Richard Heymons,
Assistent am Zoologischen Institut in Berlin.

Mit Tafel XXIX—XXX und 3 Figuren im Text.

Die an Zahl der Arten und Gattungen verhältnismäßig wenig umfangreiche Abtheilung der Thysanuren darf unter den recenten Insektengruppen wohl unstreitig als eine der wichtigsten und interessantesten betrachtet werden.

Die hohe Bedeutung dieser Thiere im Vergleich zu allen anderen Insekten beruht vor Allem darin, dass die Thysanuren nicht nur in ihrem äußeren Habitus, sondern besonders auch ihrem inneren Körperbau nach noch sehr einfache und ursprüngliche Organisationsverhältnisse zu erkennen geben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Thysanuren die tiefste Stufe unter den jetzigen Insekten einnehmen, dass sie in mancher Hinsicht sich sogar ziemlich eng an die Myriopoden anschließen.

Unter diesen Umständen muss es geradezu auffallend genannt werden, wie lange das Studium dieser wichtigen Thierabtheilung vernachlässigt worden ist.

Sieht man von den Systematikern der älteren Schule ab, welche sich mit den Thysanuren im Ganzen nur wenig beschäftigt haben und sie bald von den übrigen Insekten vollständig abtrennten, bald sie mit dieser oder jener Gruppe vereinigten, so ist die Stellung der Thysanuren und ihr Verwandtschaftsverhältnis zu den Orthopteren durch BURMEISTER (39) und besonders erst durch BRAUER (85) in bestimmter Weise präcisirt worden. Der letztgenannte Autor stellte die Thysanuren gemeinsam mit den Collembola (Poduriden) als Insecta apterygota (Apterygogenea) allen höheren oder pterygoten Insekten (Pterygogenea) gegenüber.

Wenn dann weiterhin auch in neuerer Zeit in den grundlegenden Arbeiten von GRASSI (88) und OUDEMANS (88) noch die wesentlichen Grundzüge der inneren Organisation von Thysanuren behandelt wurden, so ist doch die Embryonalentwicklung der in Rede stehenden Thiere, von der selbstverständlich auch mancherlei wichtige Aufschlüsse noch zu erwarten sind, bis in die neueste Zeit hinein nahezu vollkommen unbekannt geblieben. Eine kurze Mittheilung von GRASSI (85) über die Embryonalentwicklung von Japyx, sowie einige von mir kürzlich (96a) veröffentlichte Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte apterygoter Insekten, sind Alles, was in dieser Hinsicht einstweilen vorliegt.

Es dürften daher die folgenden eingehenderen Mittheilungen über Lepisma saccharina L., wenn dieselben auch noch nicht auf alle Fragen sich beziehen und in jeder Hinsicht erschöpfend sind, doch als ein Beitrag zur Kenntnis der Thysanuren dienen können.

1. Über die Fortpflanzung und über die Eier von Lepisma.

Die Fortpflanzung von Lepisma findet während der warmen Jahreszeit statt. Während der Sommermonate, hauptsächlich im Juni und Juli, zum Theil auch schon im Mai oder noch im August legt das Weibchen seine Eier.

Die letzteren werden mit Hilfe des langen Legebohrers in der Regel in Spalten und Vertiefungen eingeschoben, zum Theil aber auch einfach frei abgelegt. Die in Gefangenschaft gehaltenen Weibchen pflegten zur Ablage ihrer Eier mit Vorliebe faserige Gewebe, z. B. Wollenstoffe, sich auszuwählen. Zwischen die Fasern wurde das Ei dann hineingeschoben.

Da der langgestreckte Legebohrer von Lepisma nur eine sehr schmale Durchgangsröhre enthält, so ist es klar, dass das Ei, ähnlich wie bei anderen mit Legeröhren versehenen Insekten, z. B. Schlupfwespen, zur Zeit seiner Ablage sehr weich und nachgiebig sein muss. Während des Passirens durch die Legeröhre wird das Lepismaei offenbar stark komprimirt, und wenn es dann in enge Ritzen oder Spalten gelangt, oder wenn das Ei unter die Fasern eines Gewebsstoffes eingedrückt wird, so erleidet es oft dauernd eine Gestaltsveränderung. Hierdurch erklärt sich die vielfach zu beobachtende unregelmäßige Form der Lepismaeier, die gelegentlich in der

Mitte von Zeugfasern umsponnen und an der betreffenden Stelle dann eingeschnürt sein können. Sandkörnchen und dergl. pflegen ebenfalls nicht selten dem Ei äußerlich angebacken zu sein.

Die normale Gestalt des Eies ist länglich oval, an beiden Polen gleichmäßig abgerundet. Der vordere Pol ist bisweilen etwas stärker zugespitzt. In späteren Stadien, wenn der Keimstreifen in den Dotter sich eingesenkt hat, nimmt das Ei vorübergehend eine mehr rundliche Gestalt an. Der Längsdurchmesser des Eies beträgt 1 mm.

Die Farbe des Eies unmittelbar nach der Ablage ist weißlich, einige Stunden nach der Ablage gewinnt es eine gelblich braune Färbung.

Die Eischale ist nicht homogen, sondern aus zwei differenten Schichten zusammengesetzt. Man unterscheidet ein sehr zartes, häutiges Exochorion und ein dickeres, chitinöses Endochorion. Das erstere ist farblos und an seiner Außenfläche mit zahlreichen sehr kleinen Höckerchen dicht besetzt. Das derbe resistente Endochorion verleiht dem Ei die bräunliche Färbung. Das Vorderende des Eies ist durch den Besitz der Micropyle ausgezeichnet. In der Umgebung der letzteren kann man in der Regel einige unregelmäßig gestaltete schwarzbraun gefärbte Verdickungen des Endochorion unterscheiden.

Der Inhalt des Eies besteht in ähnlicher Weise wie bei den Blattideneiern aus ziemlich großen Dotterballen und Dotterschollen, zwischen denen in bekannter Weise Fetttropfen sich vorfinden. Die bei den Blattiden vorkommenden bakterienähnlichen Stäbchen werden in dem Lepismaei vermisst.

An der Peripherie des Eies ist in frühen Stadien ein zartes Dotterhäutchen erkennbar. Unter demselben kommt nur eine außerordentlich dünne Plasmaschicht zur Entwicklung. Ein eigentliches sog. WEISMANN'sches Keimhautblastem ist dagegen bei Lepisma eben so wenig wie bei den bisher untersuchten Orthoptereneiern vorhanden.

2. Die Entwicklung des Keimstreifens und der Embryonalhäute.

Hinsichtlich der Furchung des Lepismaeies, welche ich hier nicht genauer behandeln will, habe ich schon an anderer Stelle die Mittheilung gemacht, dass sie eine superficielle ist. Die Furchungszellen vertheilen sich im Nahrungsdotter. Im letzteren scheinen einige Zellen zurückzubleiben und zu den Dotterzellen zu werden. Der Furchungstypus schließt sich demnach bei Lepisma an denjenigen höherer Insekten bereits vollkommen an.

Der Keimstreifen entwickelt sich an der Ventralfläche, er ist verhältnismäßig sehr klein, etwa scheibenförmig gestaltet, vorn etwas breiter, hinten mehr zugespitzt.. Nach seiner Anlage kann man an der Eioberfläche einen embryonalen und einen außerembryonalen Bezirk (Fig. I *s*) unterscheiden. Da der Keimstreifen Anfangs nur eine sehr geringe Größe besitzt, so ist der außerembryonale Bezirk natürlich entsprechend umfangreich. Dieser letztere wird von sehr großen, flachen Blastodermzellen bedeckt. Im weiteren Entwicklungsverlauf betheiligen sich diese Zellen nicht direkt an dem Aufbau des Körpers, man kann sie daher entsprechend wie bei anderen Insekten als Serosazellen bezeichnen.

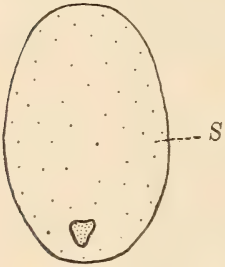


Fig. I.

Ei von Lepisma saccharina, von der Ventralseite betrachtet. Am Hinterende ist die Embryonalanlage entstanden.

Ungefähr in der Mitte der Keimscheibe, welche dem Hinterende des Eies genähert ist, sieht man nach einiger Zeit einen dunklen Fleck auftreten. An dieser Stelle dringen die Mesodermzellen in das Innere ein. Die Einwanderung des Mesoderms findet also nicht wie bei vielen höheren Insekten innerhalb eines lang gestreckten medianen Streifens statt, sondern ist wegen der Kürze des Embryonalkörpers auf einen relativ kleinen Bezirk (mittlerer und hinterer Abschnitt der Keimscheibe) beschränkt. Eine eigentliche Einstülpung oder Invagination habe ich an den von mir untersuchten Eiern daselbst nicht auffinden können, will aber auch nicht in Abrede stellen, dass sie sich vielleicht vorübergehend dort ausprägen könnte.

Die Embryonalanlage besteht aus zahlreichen dichtgedrängten kleinen Zellen. Im Inneren des Eies trifft man außerdem noch Dotterzellen an.

Wenn der Keimstreifen nach Abtrennung des Mesoderms von der oberflächlichen, das Ektoderm darstellenden, Zellenlage zweischichtig geworden ist, so beginnt er, wie ich schon früher (96a) beschrieben habe, sich einzukrümmen und in die Dottersubstanz einzusinken.

Eine derartige in der Einkrümmung begriffene Embryonalanlage giebt Fig. 2 wieder. Man erkennt, dass das Vorderende des Körpers bereits durch die beiden großen Kopf- oder Scheitellappen ausgezeichnet ist. Eine tiefe Einschnürung zeigt sich zwischen dieser Körperpartie (*Prot*) und dem darauf folgenden annähernd ovalen Rumpfabschnitt (*Deut*). Dieser letztere liefert übrigens nicht nur

Thorax und Abdomen, sondern auch noch die später mit zur Bildung des Kopfes verwendeten drei Kiefersegmente. Mit der beginnenden Einsenkung in den Eidotter hängt es zusammen, dass der Körper bereits in diesen Stadien an seiner dem Chorion zugewendeten Ventralfläche eine tiefe Aushöhlung erkennen lässt. Seine Randpartien wölben sich hoch empor, der ganze mittlere, in der Zeichnung dunkler gehaltene Körpertheil ist dagegen schon beträchtlich vertieft.

Der bei Lepisma sich in diesen Stadien vollziehende, sehr charakteristische Einstülpungsprocess geht verhältnismäßig schnell von statten. Die eigentliche Veranlassung zu der Einkrümmung des Körpers ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, dass durch den im Wachsthum begriffenen Keimstreifen der Dotter allmählich aufgelöst und verflüssigt wird.

Naturgemäß muss hierbei die unmittelbar unterhalb des Körpers befindliche resp. an denselben anstoßende Dottersubstanz zuerst aufgebraucht werden. Damit wird dann Platz für die ausdehnungsbedürftige Embryonalanlage geschaffen, welche sogleich den freigewordenen Raum ausfüllt.

Abgesehen hiervon kann man aber auch beobachten, dass das stärker auswachsende Hinterende sich gewissermaßen aktiv in den Dotter einschiebt. Dieser Abschnitt sinkt also nicht einfach ein, sondern wächst selbständig durch stärkere Ausdehnung in der Längsrichtung in das Innere, so dass zwischen Eioberfläche und den hinteren Körperabschnitt alsdann Dotter gelangt.

Hand in Hand mit diesem Einwachsen des Körpers geht die Bildung der Embryonalhäute vor sich. Die den außerembryonalen Bezirk des Eies bedeckende Serosa steht von Anfang an mit dem Embryonalkörper in Zusammenhang, und wenn nun der letztere von der Eioberfläche sich allmählich ablöst, so folgt die Serosa, indem sie sich von allen Seiten über den eingesunkenen Körper hinwegschiebt.

Bei diesem Vorgange wird jedoch der Zusammenhang zwischen Serosa und Embryo nicht zerstört. Die Randpartien des Embryonalkörpers haben vielmehr das Bestreben mit der oberflächlich bleibenden serösen Hülle in kontinuirlicher Verbindung zu bleiben und dehnen sich in Folge dessen zu einer zarten zelligen Haut aus, in welcher man das Amnion zu erblicken hat.

In dem durch Fig. 2 repräsentirten Stadium war der Körper von den erst nachträglich bei der Präparation entfernten Embryonalhäuten nahezu schon überwachsen. Die Serosa hatte sich bis auf eine schmale schlitzförmige Stelle zusammengezogen, die ziemlich genau über der Mitte des Rumpftheiles (*Deut*) sich befand. Das Amnion, welches von den (nach innen gerichteten) aufgeworfenen Körperrändern (Fig. 5 *am*) ausging, stand an der besprochenen schlitzförmigen Öffnung mit der Serosa in Zusammenhang.

In späteren Stadien ist die geschilderte Einkrümmung des Körpers und seine Beziehung zu den Embryonalhüllen noch eine weit deutlichere geworden. Ich verweise auf Fig. 12 und 16. Der Körper ist ausgesprochen hakenförmig gekrümmt, seine Ventralseite ist konkav, seine Rückenfläche konvex geworden. Er befindet sich jetzt vollständig innerhalb der Dottersubstanz, und zwar liegt er etwa in der Mitte des Eies. Es mag an dieser Stelle bemerkt werden, dass die Lage der Keimstreifen im Ei bei Lepisma nicht selten geringfügigen Schwankungen unterworfen ist. Die Embryonen zeigen sich bald genau in der Mitte, bald sind sie mehr dem Hinterende genähert. Derartige Variationen dürften vielleicht mit den oben hervorgehobenen Verschiedenheiten der äußeren Eiform in einem gewissen Zusammenhange stehen.

An den genannten beiden Figuren erkennt man ferner, dass die Außenfläche des Eies mit großen Kernen bedeckt ist. Dieselben gehören den plattenförmigen Serosazellen an. Die Serosa hat sich bis auf eine kleine kreisförmige Stelle zusammengezogen, die ich als Amnionporus (Fig. 12 und 16 *amp*) bezeichne, weil sie den direkten Zugang zur Amnionhöhle darstellt.

In der unmittelbaren Umgebung des Amnionporus drängen sich die Serosazellen eng an einander, so dass ihre Kerne in Form eines Kreises die Öffnung umgeben. Von den Rändern des Amnionporus geht das Amnion aus, welches die Verbindung zwischen dem in der Tiefe befindlichen Körper und der Serosa vermittelt.

Klarer und anschaulicher werden diese Verhältnisse noch bei Betrachtung eines Sagittalschnittes durch ein Lepismaei (Fig. 1). Der Embryonalkörper stellt gewissermaßen den Boden eines in den Dotter eingestülpten Sackes dar, während das von den Körperrändern ringsum ausgehende Amnion eine Art Aufhängeapparat darzustellen scheint, der an dem Amnionporus befestigt ist und den Körper zu suspendiren hat.

Der freie Raum zwischen Keimstreifen, Amnion und Amnionporus stellt die Amnionhöhle (*amhl*) dar. Dieselbe ist mit einer farblosen Flüssigkeit vollkommen angefüllt. Betrachtet man ein lebendes, in diesen Stadien befindliches Ei, so wird man stets ungefähr in der

Mitte desselben eine eigenthümliche helle Stelle bemerken, welche deutlich durch die dunklere Dottersubstanz hindurchschimmert. Die helle Partie markirt die Amnionhöhle, welche bei Lepisma im Vergleich zu allen anderen, bisher untersuchten, Insekten auffallend geräumig ist.

Bei Anfertigung von Schnitten lässt sich ferner in diesen Stadien eine feine strukturlose Membran nachweisen, die innerhalb des Endochorion aufgetreten ist. Diese Membran, welche vollkommen farblos ist, wird von der Außenfläche der Serosa abgeschieden.

Das Vorhandensein einer derartigen von der serösen Hülle producirten Chitinhaut darf nicht als besondere Eigenthümlichkeit von Lepisma betrachtet werden, sie zeigt sich vielmehr gelegentlich auch bei anderen Insekteneiern. Deutlich ist ein solches Gebilde beispielsweise nach den Mittheilungen von Wheeler (93) bei Xiphidium ensiferum vorhanden. Auch bei Libelleneiern (96 b) konnte ich eine ziemlich resistente, von der Serosa ausgeschiedene, chitinöse Hülle nachweisen. Anscheinend dürfte derselben eine ähnliche physiologische Bedeutung zukommen, wie das bei zahlreichen Insekteneiern in frühen Stadien beobachtete Dotterhäutchen (Membrana vitellina), welches in so fern noch einen besonderen Schutz gewährt, als es den direkten Kontakt des annähernd flüssigen Eiinhaltes mit der äußeren porösen Eischale verhindert.

Offenbar muss nun bei Lepisma eine hierauf zielende Einrichtung von um so größerer Wichtigkeit sein, als, wie wir oben gesehen haben, die Serosa sich bei diesem Insekte nicht vollkommen geschlossen hat. Die Amnionhöhle besitzt vielmehr bei Lepisma dauernd eine äußere Öffnung, den Amnionporus, und es ist klar, dass durch den letzteren die Amnionflüssigkeit unfehlbar austreten müsste, wenn nicht sekundär durch die von der Serosa producirte Membran ein Abschluss herbeigeführt würde. Von den verdickten Rändern des Amnionporus wird die betreffende Chitinhaut nämlich in größerer Stärke abgesondert, so dass auf diese Weise ein den Porus vollkommen verschließender Chitinpfropfen zu Stande kommt.

Einen in der Flächenansicht betrachteten Amnionporus habe ich bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 7 abgebildet. Es wird dadurch veranschaulicht, wie die als Matrix des Chitinpfropfens fungirenden Serosazellen sich in der Umgebung des Amnionporus zusammendrängen.

Die Körpersegmentirung.

Noch während der Lepismakeimstreif eingekrümmt inmitten der Dottersubstanz sich befindet, vollzieht sich an ihm die Segmentirung. Dieselbe folgt im Großen und Ganzen dem auch für andere Insekten gültigen Schema.

Bemerkenswerth ist, dass bei Lepisma die Abgrenzung der einzelnen Körpersegmente mit großer Langsamkeit vor sich geht. An dem vorderen Körpertheil trifft man schon wohl abgegrenzte Segmente, ja selbst schon Gliedmaßen an, während hinten die Körpermasse noch undifferenzirt ist.

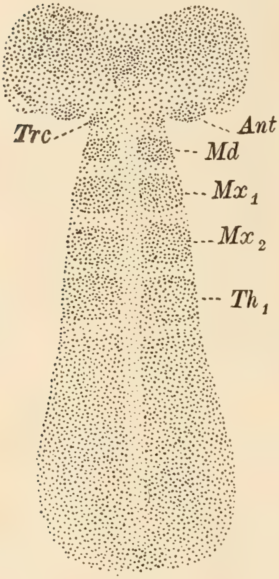


Fig. II.

Embryonalanlage von Lepisma saccharina. *Ant*, Antennen; *Trc*, Vorkiefersegment; *Md*, Mandibeln; *Mx*$_1$, *Mx*$_2$, vordere, bezw. hintere Maxillen; *Th*$_1$, Thoraxetremität.

Einen in der Segmentirung begriffenen Lepismakeimstreifen zeigt die beistehende Figur II. Der Embryonalkörper wurde künstlich ausgebreitet, im natürlichen Zustande war er stark zusammengekrümmt, so dass Vorder- und Hinterende einander genähert waren. Der dargestellte Keimstreifen befindet sich in einem Entwicklungsstadium, welches etwa dem auf Taf. XXX, Fig. 16 dargestellten Ei entsprechen würde.

Der Oralabschnitt fällt durch seine bedeutende Breite auf. Man erkennt die Mundöffnung als eine schwache am Vorderende der Neuralrinne gelegene Vertiefung. Die vor derselben gelegene Anhäufung von Zellen liefert hauptsächlich das Material für die später die Mundöffnung überdeckende Oberlippe.

Aus den Seitentheilen der Kopflappen entwickeln sich in weiter fortgeschrittenen Stadien die Ganglia optica. Zwischen ihnen und den weiter vorn und medial gelegenen Partien, aus welchen das Protencephalum oder Vorderhirn hervorgeht, bemerkt man jederseits eine kleine Einstülpung, die mit der Ablösung der Ganglienzellen von der oberflächlichen Schicht in Zusammenhang steht.

Unter den Kopfgliedmaßen treten bereits die Anlagen für die Antennen hervor. Letztere gelangen, wie Fig. II (*Ant*) zeigt, deutlich postoral am hinteren Rande der Kopflappen zur Entwicklung. Genau auf der Grenze zwischen dem verbreiterten vorderen Kopfabschnitt und dem darauf folgenden verjüngten Körpertheil zeigen sich ferner zwei, allerdings nur schwach markirte, laterale Verdickungen (*Trc*). Dieselben kennzeichnen die Region des rudimentären Vorkiefer- (Intercalar-) Segmentes. An diesem Segmente kommen während der Entwicklung von Lepisma Extremitäten nicht zur Ausbildung.

Die Anlagen der Mandibeln, der beiden Maxillenpaare, sowie des ersten Thoraxbeinpaares folgen der Reihenfolge nach auf einander, sie sind sämmtlich bereits deutlich abgesetzt. Die darauf folgende Körperregion lässt indessen noch keine Spur von Segmentirung erkennen. Eine ganz flache Delle am Hinterende des Körpers entspricht der Stelle, an welcher in späteren Stadien das Proktodäum sich einsenkt.

Im weiteren Entwicklungsverlauf treten die oben genannten Theile, die zunächst eigentlich nur durch Zellenanhäufungen markirt sind, sehr viel klarer und besser hervor. Die einzelnen Körpersegmente gewinnen besonders dadurch an Deutlichkeit, dass die zu den Seiten der Medianlinie entstehenden Ganglienanlagen stärker sich ausprägen.

Bei einer Betrachtung der Fig. 20 erkennt man zu den Seiten der bei Lepisma nicht besonders großen Anlagen des Protencephalum (*Prc*) die verhältnismäßig umfangreichen Ganglia optica. Der nach hinten gewendete Rand der letzteren geht in eine Schicht dicht an einander gefügter kleinerer Hypodermiszellen über, welche die sog. Augenplatte darstellen, indem sie das Material für die Facettenaugen liefern.

Die Mundöffnung wird bereits von der Oberlippe überwölbt, welche Anfangs bei Lepisma eine kleine, vollkommen ungetheilte, einfache Platte darstellt. Die Antennen sind lateralwärts und nach hinten gerichtet. Die Ganglien des Antennensegmentes (*Dc*) treten sehr deutlich hervor, sie besitzen annähernd die gleiche Größe wie die Ganglienanlagen des Protencephalum. Es folgen die etwas kleineren Ganglien des Tritencephalum (*Trc*) und darauf die drei Kiefersegmente. Letztere sind sämmtlich bereits im Besitze von deutlich ausgebildeten Extremitäten.

Bei einem Vergleiche der beiden Maxillenpaare mit den Thoraxbeinen (Fig. 20), fällt sogleich eine unverkennbare Ähnlichkeit in dem äußeren Habitus der genannten Anhänge auf. Gerade wie die Thoraxbeine nach hinten und ventralwärts gerichtet sind, so ist dies auch bei den Tasterpaaren der vorderen und hinteren Maxillen der Fall. Es kann wohl kein Zweifel sein, dass die Palpi maxillares dem Stamm, d. h. dem gesammten distalen Abschnitte einer Thoraxextremität, entsprechen. Die Lobi oder späteren Ladentheile der Maxillen sind in diesen Stadien erst als sehr kleine unscheinbare Vorsprünge erkennbar, welche medialwärts an der Basis der Taster hervorwuchern.

Im Abdomen kommen in Gestalt flacher rundlicher Höckerchen gleichfalls Extremitäten zur Anlage. Zunächst hat dies allerdings nur für die ersten sechs Hinterleibssegmente Gültigkeit, denn der darauf folgende Abdominalabschnitt bleibt, wie Fig. 4 erkennen lässt, einstweilen völlig ungegliedert.

Betrachtet man nun das Hinterende des Abdomens, so zeigt sich, dass daselbst drei Fortsätze entstanden sind. Die beiden ventralwärts gelegenen lateralen entsprechen den bei vielen Insektenkeimstreifen, z. B. bei den von Phyllodromia vorkommenden »Schwanzlappen«. Zwischen ihnen (Fig. 4 *Sll*) und dem weiter dorsal befindlichen, medialen Schwanzlappen (*Sld*) ist die Afteröffnung sichtbar. Das Vorderende des dorsalen Schwanzlappens geht kontinuirlich in das Amnion über.

Erst wenn die Entwicklung des Embryo weitere Fortschritte gemacht hat, wenn die Antennen und Maxillartaster zu Anhängen von beträchtlicher Länge geworden sind und die Thoraxbeine des mangelnden Raumes wegen gezwungen sind, sich nach innen (medialwärts) einzukrümmen (Fig. 17), wird auch am Hinterende des Körpers die Segmentirung zum Abschluss geführt.

Zehn deutliche Abdominalsegmente mit wohl ausgeprägten Gliedmaßenanlagen sind alsdann ohne Schwierigkeit nachzuweisen. Zwei weitere Abschnitte, die eine besondere Besprechung noch verdienen, haben fernerhin, und zwar größtentheils aus dem in den drei hinteren Schwanzlappen enthaltenen Bildungsmaterial sich differenzirt.

Der vordere dieser am Körperende entstandenen Abschnitte ist das elfte Abdominalsegment. Dasselbe besitzt eine kleine vor dem After gelegene Sternitanlage (Fig. 8 $Stern_{11}$), innerhalb welcher das letzte Ganglion des Bauchmarkes zur Entwicklung gelangt. Als das zugehörige Tergit des betreffenden Segmentes hat man den mittleren dorsalen der drei Fortsätze anzusehen, in welche das Abdomen ausgeht. Dieser Fortsatz (Fig. 8 *cd*), der aus dem bereits vorhin erwähnten dorsal von der Afteröffnung gelegenen Schwanzlappen entstanden ist, gestaltet sich später zum mittleren Schwanzfaden um

(Fig. 14 *cd*). Selbstverständlich ist hierbei, dass man sich nicht den Schwanzfaden in toto als Rückenplatte des elften Abdominalsegmentes vorzustellen hat, sondern dass der Schwanzfaden nur eine fadenförmige hintere Verlängerung der kleinen elften Rückenplatte darstellt.

Außer dem schmalen Sternit und dem Tergit besitzt nun das elfte Abdominalsegment auch noch zwei auf Gliedmaßen zurückzuführende Anhänge. Diese letzteren sind in den beiden lateralen Hinterleibsfortsätzen zu erblicken, welche in jeder Hinsicht den Cerci der Orthopteren entsprechen. Als solche mögen sie auch bezeichnet werden. Bei Lepisma sind die Cerci, welche später zu den seitlichen Schwanzfäden werden (Fig. 8 und Fig. 17 *cerc*) von Anfang an nach hinten gewendet, sie entstehen aus den beiden lateralen Schwanzlappen.

Entfernt man die soeben genannten drei, dem elften Abdominalsegmente zuzurechnenden Anhänge, so trifft man an ihrer Basis drei weitere kleine Höcker an, welche die Afteröffnung unmittelbar umrahmen und als die Bestandtheile des Analabschnittes (Endsegmentes) aufzufassen sind.

Der dorsale Höcker, die Lamina supraanalis, liegt unterhalb resp. ventralwärts von dem mittleren Schwanzfaden. Die beiden Laminae subanales sind etwas größer, sie befinden sich vor und zu den Seiten der Afteröffnung (Fig. 8 *lam.sub.*).

In entsprechender Weise treten jetzt auch die an der Mundöffnung gelegenen Wucherungen des Oralsegmentes viel stärker hervor. Die Oberlippe wird bedeutend größer und bekommt an ihrem hinteren Rande eine mediane Einkerbung (Fig. 17).

Die weiteren Entwicklungsvorgänge bis zum Ausschlüpfen.

Bei der Besprechung der Segmentirung habe ich die Form des Keimstreifens im Ganzen unberücksichtigt gelassen. Der letztere ist nicht mehr wie in früheren Stadien einfach halbkreisförmig oder hakenförmig gekrümmt, sondern die vordere Körperpartie, Kopf, Thorax und die ersten Abdominalsegmente sind nahezu vollständig gerade gestreckt.

Statt dessen hat sich aber jetzt im Bereiche des Abdomens eine Einknickung geltend gemacht, welche bewirkt, dass die, wieder in einer Ebene liegenden, hinteren Abdominalsegmente taschenmesserförmig nach vorn umgeklappt sind.

Der Ort, an welchem sich die Einknickung des Abdomens vorfindet, ist nicht bei allen Embryonen übereinstimmend. Sehr häufig folgt die Umbiegung auf eines der vorderen, etwa auf das zweite oder dritte Abdominalsegment, und das distale Ende der mittleren Schwanzborste reicht dann bis zur Oberlippe. In anderen Fällen dagegen befindet sich, wie Fig. 17 zeigt, die Einknickung weiter hinten, so dass das umgebogene Abdominalende sich natürlich auch dann nicht so weit nach vorn erstreckt. Fig. 17 lässt ferner eine bei zahlreichen Embryonen vorhandene, etwas asymmetrische Stellung des Abdominalendes zur Längsachse des Körpers erkennen. Überhaupt ist es bemerkenswerth, dass gerade während der Entwicklung von Lepisma sehr häufig kleine individuelle Variationen und Abweichungen zu Tage treten, die indessen sämmtlich von einer mehr untergeordneten Bedeutung sind.

Wenn die Körpersegmentirung in der im vorigen Abschnitt geschilderten Weise sich vollzogen hat, so öffnet sich der Amnionporus. Man wird annehmen dürfen, dass die Öffnung, welche plötzlich erfolgt und daher eine etwas gewaltsame zu sein scheint, wohl durch den Druck der in der Amnionhöhle befindlichen Amnionflüssigkeit verursacht oder wenigstens unterstützt wird.

Die in dieser Höhlung sich ansammelnde Flüssigkeit muss jedenfalls einen Druck auf die umgebenden Wandungen ausüben, und da der Locus minoris resistentiae in den letzteren sich an dem Amnionporus befindet, findet gerade hier der Durchbruch statt, wobei die Serosa zur Seite gedrängt wird.

Die Serosa zieht sich hierauf nach der Dorsalseite und dem Vorderende des Eies zusammen. Die Amnionflüssigkeit kann ungehindert abfließen und vertheilt sich in dem Raum zwischen Eioberfläche und der von der Serosa producirten Chitinmembran. Das Amnion stülpt sich hervor, indem es der Serosa folgt und an Stelle dieser die Bekleidung des Nahrungsdotters übernimmt.

Bei diesen Vorgängen ist auch der vordere Theil des Embryonalkörpers an die Eioberfläche gelangt. Der hintere Körpertheil bleibt dagegen in dem Dotter zurück. Fig. 15 stellt ein Lepismaei in diesem Stadium dar. Man erkennt, wie der Embryo von den Rändern des weit geöffneten Amnionporus (*ser*) gleichsam wie von einem Rahmen umgeben wird.

Die aus den charakteristischen großen Zellen mit umfangreichen Kernen bestehende Serosa zieht sich jetzt stark zusammen. In Fig. 13 ist sie bereits auf den vorderen Theil der dorsalen Eifläche beschränkt. In Fig. 19 hat sie sich schon zu einem kleinen zelligen Säckchen umgestaltet, welches in den Dotter einsinkt, um dort alsdann resorbirt zu werden. Ein Vergleich zwischen den beiden genannten Figuren zeigt ferner recht deutlich wie verschieden in diesen Stadien die Lage der Embryonen im Ei sein kann. Fig. 13, welche einem etwas jüngeren Stadium entspricht, wie aus der noch nicht so weit fortgeschrittenen Zusammenziehung der serösen Hülle hervorgeht, lässt einen Embryo erkennen, dessen Körper schon einen beträchtlichen Theil der Eioberfläche bedeckt, während in Fig. 19 der Embryo sich in der Mitte des Eies, zum großen Theil noch innerhalb der Dottersubstanz befindet.

Die weitere Entwicklung spielt sich ziemlich einfach in der Weise ab, dass das Vorderende des Embryo zum Vorderende des Eies hinwächst, und dass die dorsalen Körperränder den Dotter allmählich umgeben und einschließen. Die ventrale Krümmung des Embryo erleidet hierbei keine Änderung, sie bleibt bei Lepisma bis zum Ausschlüpfen erhalten. Diese Krümmung tritt, sobald die Umwachsung des Dotters beendet ist, noch sehr viel charakteristischer hervor (Fig. 18) und entspricht dann völlig der ventralen Krümmung, welche zahlreiche andere Insektenembryonen, z. B. diejenigen der Forficuliden, Libelluliden u. A., in diesen Stadien erkennen lassen.

Während des allmählichen Verschlusses der Körperränder, welcher in der dorsalen Mittellinie, in der Richtung von hinten nach vorn sich vollzieht, prägt sich die Körperform des Thieres immer deutlicher aus. Ich will hier nicht auf die Details der Entwicklung eingehen, sondern bemerke nur, dass sich die Bildung der einzelnen Körpertheile, z. B. des Hypopharynx, der Mundwerkzeuge durchaus an den bei Orthopteren bekannten Typus anschließt.

Eine Erwähnung verdient vielleicht noch das Verhalten der im Abdomen zur Entwicklung gelangten Extremitätenanlagen. Unter diesen zeichnet sich das erste Paar allen anderen gegenüber durch bedeutendere Größe aus, die folgenden Paare sind annähernd gleich groß bis zu demjenigen des zehnten Abdominalsegmentes, welches das kleinste ist.

Am ersten Abdominalsegment weisen die Gliedmaßenanlagen zur Zeit, wenn der Körper aus der Amnionhöhle tritt, eine ringförmige Einschnürung auf, durch welche eine kleine distale Kuppe von einem Basalabschnitt abgetrennt wird. Die erstere besteht aus großen blassen Zellen mit etwas schwächer sich tingirenden Kernen (Fig. 3 *abxd*), während der Basalabschnitt die gewöhnlichen Ektodermzellen enthält (abx_1).

Es zeigt sich hiermit, dass die bei anderen Insektenembryonen, insbesondere bei Orthopteren, am ersten Abdominalsegment vorkommenden eigenthümlich modificirten Anhänge, die sog. »Pleuropodia«, bei Lepisma gleichfalls vorhanden sind. Verglichen mit den entsprechenden Gebilden bei anderen Insekten sind aber die fraglichen Anhänge bei Lepisma nur recht wenig ausgebildet. An den hinteren Abdominalsegmenten werden sie vermisst.

Das weitere Verhalten der Abdominalanhänge erinnert bei Lepisma ebenfalls an dasjenige der Orthopteren. Die Extremitätenanlagen werden, wenn die Körperränder nach der Dorsalseite emporrücken, in der Querachse des Körpers allmählich ausgedehnt, dabei werden sie natürlich immer flacher und liefern schließlich die Seitentheile der Abdominalsternite. Noch längere Zeit hindurch zeigen sich die hinteren Ränder der letzteren stärker verdickt, ein Zeichen, dass dort die Extremitätenhöcker eingeschmolzen sind.

Die Abflachung der Abdominalextremitäten geht am stärksten in den vorderen Partien des Abdomens vor sich, weil dort das größte Dotterquantum überwachsen werden muss. Am Hinterende dagegen, wo sich weniger Dottersubstanz vorfindet, werden dem entsprechend auch die Extremitätenhöcker weniger stark ausgedehnt.

Es erklärt sich hiermit, dass man die genannten Verdickungen stets ganz besonders deutlich am neunten Abdominalsegmente ausgebildet findet, und dass sie, wenngleich etwas schwächer, auch an dem achten Segmente hervortreten. An diesen beiden Hinterleibssegmenten erhalten sich die Verdickungen bis zum Ausschlüpfen.

Das zehnte Sternit sowie das kleine, nur durch die das Mittelfeld ausfüllende Ganglienanlage dargestellte elfte Sternit gehen zu Grunde. Das elfte Tergit bleibt erhalten. Ich habe schon oben hervorgehoben, dass es sich in den mittleren Schwanzfaden fortsetzt. Untersucht man denselben genauer, so wird man regelmäßig vorn an der Basis desselben eine kleine plattenförmige Verbreiterung antreffen. Diese letztere stellt die eigentliche Rückenplatte oder das elfte Tergit dar, welches bedeutend schmaler als die vorhergehenden Tergite ist. Im Übrigen ist aber das elfte Tergit den anderen Rückenplatten vollkommen gleichwerthig und gerade wie diese durch eine deutliche intersegmentale Verbindungshaut von dem vorhergehenden abgesetzt.

Am Schlusse der Embryonalentwicklung entsteht noch am Kopfe ein cuticularer Eizahn. Derselbe erhebt sich in der Medianlinie des Clypeus, etwas vor und zwischen den Antennen (Fig. 14 *Ez*). Die Seitentheile des Clypeus, welche nach vorn konvergiren, sind mit einer festeren Chitinschicht versehen und bilden an dem vorderen Ende, an welchem sie zusammenstoßen, eine zahnartige, nach vorn gewendete Chitinspitze, die zum Öffnen der Eischale dient. Der Zahnfortsatz geht ventralwärts in eine Chitinleiste aus, die in der Medianlinie über den Clypeus sich hinzieht.

Trotz seiner Kleinheit ist der Eizahn von Lepisma seiner bräunlichen Färbung wegen leicht zu erkennen.

Der Bau der jungen Larve.

Wenn die Embryonalentwicklung, die bei Lepisma mehrere Wochen in Anspruch nimmt, beendet ist, so kriecht die junge Larve aus. Das Chorion wird beim Ausschlüpfen am Vorderende des Eies aufgebrochen, so dass dort eine kleine, annähernd kreisrunde Öffnung entsteht, die gerade weit genug ist, um der Larve den Austritt zu gestatten.

Das junge Lepisma ist von weißlicher Färbung. Die zarte Körpercuticula ist nackt, d. h. nur mit einigen wenigen Chitinhaaren und Borsten besetzt, trägt aber noch nicht das bekannte Schuppenkleid. Die Augen sind Anfangs noch wenig gefärbt, werden aber nach einiger Zeit dunkel.

Ziemlich behende läuft das junge Thierchen umher und sucht sich, da es bereits eben so lichtscheu wie im erwachsenen Zustande ist, sogleich einen entsprechenden Schlupfwinkel. Dort halten sich die Larven mehrere Tage hindurch verborgen. Eine Nahrungsaufnahme findet während dieser Zeit nicht statt. Der Mitteldarm ist noch prall mit Dottermaterial angefüllt, welches für die Ernährung vollständig ausreichend ist. Ich habe in diesem Zustande eine Larve sechs Tage hindurch gehalten und beobachtet. Nur wenn das Thier aufgestört wurde, suchte es rasch zu entfliehen, hielt sich sonst aber fast gänzlich unbeweglich.

Am siebenten Tage trat die erste Häutung ein. Erst bei dieser Gelegenheit wurde bei dem Abstreifen der embryonalen Cuticula, die das Thier bisher getragen hatte, auch der Eizahn abgeworfen. Schuppen waren nach der Häutung auch noch nicht vorhanden, und der Mitteldarm enthielt noch ziemlich reichlichen Dotter.

Die Organisation der aus dem Ei geschlüpften jungen Larve unterscheidet sich noch in verschiedener Hinsicht von derjenigen des erwachsenen Thieres. Schon in der äußeren Körperform kommt dies zum Ausdruck (Fig. 14).

Die Seitentheile der thorakalen Rückenschilder sind noch nicht verbreitert und ventralwärts umgeschlagen. Das zehnte Abdominaltergit entspricht in seiner Gestalt den vorhergehenden, während es später in eine nach hinten gewendete Platte sich verlängert. Die Lamina supraanalis ist noch ein kleiner, hinten einfach abgerundeter Fortsatz. Das neunte Abdominalsternit ist noch ungetheilt.

Die Zahl der Antennenglieder beträgt in diesen Stadien 22, die Cerci (seitlichen Schwanzfäden) setzen sich aus 10, der mittlere Schwanzfaden aus 14 Gliedern zusammen.

An den Beinen sind bereits Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und ein zweigliedriger Tarsus zu unterscheiden. Die Tibia trägt am distalen Ende einen kleinen Fortsatz, der Tarsus geht in drei Endkrallen aus, von denen die mittlere die kürzeste ist. An den Maxillartastern sind fünf, an den Labialtastern drei Glieder zu unterscheiden.

Die Styli.

Auch in anderer Hinsicht steht die Organisation der Larve in diesen Stadien noch auf einer unvollkommenen Entwicklungsstufe. So fehlen beispielsweise die bei den Imagines und älteren Larven von Lepisma am achten und neunten Abdominalsegment vorhandenen Styli.

Betrachtet man nun bei einer jungen Larve den Hinterrand der Bauchplatten in den beiden hinteren Segmenten unter Anwendung einer stärkeren Vergrößerung, so wird man in den lateralen Theilen, ungefähr an den Stellen, an welchen später die Styli sich erheben, kleine zellige Verdickungen bemerken. Die dicht an einander gedrängten Hypodermiszellen bilden an diesem Orte einen kleinen nach hinten gerichteten Vorsprung. Am neunten Segmente sind diese Vorsprünge noch etwas deutlicher ausgebildet, als am achten, sie tragen je eine kräftige Borste (Fig. 9 hyp_8 u. hyp_9). Die vorhergehenden Segmente sind in entsprechender Weise mit einer Chitinborste an der betreffenden Stelle versehen, die daselbst befindliche Hypodermisverdickung ist indessen nur äußerst schwach.

Die an der erwähnten Stelle befindlichen Hypodermisverdickungen hat man als letzte Überreste der in die Bauchplatten eingeschmolzenen Abdominalgliedmaßen aufzufassen. Ich habe schon oben hervorgehoben, dass letztere die Seitentheile der Sternite bilden, und dass gerade der verdickte Hinterrand der Bauchplatten noch längere Zeit hindurch an diese Entstehungsweise erinnert.

Am achten, besonders aber am neunten Abdominalsegment waren diese Verdickungen, wie bereits erwähnt, von vorn herein am deutlichsten, und sie haben sich hier sogar bis nach dem Ausschlüpfen erhalten.

Nach der ersten Häutung trifft man am Körperende noch ein sehr ähnliches Verhalten an. Die mediane Partie des neunten Sternites ist schmaler geworden, die Seitentheile reichen weiter nach hinten und gehen in eine kleine Spitze aus, welche von dem vorhin erwähnten Vorsprung eingenommen wird.

In noch etwas späteren Stadien entsteht unmittelbar an der lateralen Seite dieses Vorsprunges der Stylus. Letzterer entspringt in einer kleinen Vertiefung und ist ungegliedert. An seine Basis tritt ein Bündel der ventralen Längsmuskelzüge heran, so dass er bewegt werden kann, wie dies schon durch frühere Untersuchungen für verschiedene Thysanuren festgestellt wurde.

Am achten Segmente sind zu dieser Zeit die Styli noch nicht vorhanden. Die betreffende Stelle ist aber noch deutlich durch einige Chitinborsten markirt. Erst später kommt es daselbst zur Bildung der Styli, welche gerade wie im neunten Segmente ebenfalls aus Hypodermisverdickungen hervorgehen.

Die Styli von Lepisma saccharina entstehen also erst längere Zeit nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Sie entwickeln sich aus einer Körperpartie, welche unmittelbar aus den embryonalen Gliedmaßenanlagen hervorgegangen ist.

Die Entwicklung des Mesoderms.

Die Mesodermentwicklung bietet bei Lepisma im Vergleich zu derjenigen höherer Insekten kaum irgend welche nennenswerthen Unterschiede dar, so dass sie hier nur in Kürze behandelt werden soll.

Bei einer Betrachtung des in Fig. 2 dargestellten Keimstreifens zeigt sich bereits die Mesodermschicht in Form einer einfachen Zellenlage, die zwischen das theilweise schon mehrschichtige Ektoderm und den Dotter sich einschiebt. Da der Embryonalkörper in diesen Stadien eine stark ausgeprägte ventrale Krümmung besitzt, so erklärt es sich, dass das Mesoderm bei einer Betrachtung von der Ventralseite am Rande der eingekrümmten Seitentheile des Keimstreifens erscheint.

Fertigt man Schnitte an (Fig. 5), so ergiebt sich weiter, dass das Mesoderm (*mes*) mit Ausnahme der vordersten Körperpartie nur in den Seitentheilen des Körpers sich noch vorfindet. Ein ähnliches Verhalten lässt sich auch bei anderen Insekten beobachten und pflegt stets der Zertheilung des Mesoderms in Ursegmente voranzugehen.

Die Bildung der letzteren findet bei Lepisma statt, sobald es zur Ausbildung der Segmente und vor Allem der Gliedmaßen kommt. Wenn bei Anlage der Gliedmaßenhöcker das Ektoderm sich vorwölbt, so folgt die Mesodermschicht und kleidet in Form eines Säckchens die Extremitätenhöhle aus. Durch Überwachsung von den dorsalen Rändern her schließt sich hierauf allmählich die zellige Wand des Mesodermsäckchens, womit das Ursegment dann fertig gestellt ist. Die Anlage der Cölomsäckchen schreitet gerade wie die der Extremitäten in der Richtung von vorn nach hinten vor.

Vergleicht man die Bildung der Cölomsäckchen von Lepisma mit derjenigen von Blattiden, z. B. von Phyllodromia, so ist die Übereinstimmung in beiden Fällen eine recht augenfällige. Wie ich schon früher ausführlich geschildert habe, werden auch bei Phyllodromia zunächst nur weite, sackförmige Mesodermdivertikel angelegt, die erst später einen dorsalen Abschluss gewinnen. Die Gestalt der Ursegmente stimmt bei den beiden genannten Insekten derartig überein, dass namentlich in frühen Stadien die Ähnlichkeit eine geradezu frappante ist. Unter diesen Umständen glaube ich darauf verzichten zu können, von der Mesodermentwicklung von Lepisma, abgesehen von der Fig. 1, noch Abbildungen zu geben und verweise auf die früher von mir für Phyllodromia (diese Zeitschr. Bd. LIII, Taf. XVIII, Fig. 3—7) gegebene Darstellung, wobei ich nur zu bemerken brauche, dass die Cölomsäckchen von Lepisma ein wenig stärker abgeplattet sind.

Da die Körpersegmentirung von Lepisma sich erst spät auf den hintersten Abdominaltheil erstreckt, so bleibt dort zunächst immer noch eine größere Mesodermanhäufung ungetheilt zurück. Dieselbe ist in der linken Hälfte des in Fig. 1 dargestellten Sagittalschnittes zu erkennen.

Regelmäßig beobachtet man, dass gerade an dieser Stelle einige Mesodermzellen zerfallen, in den Dotter einsinken und zu Grunde gehen. Die sich auflösenden Körperzellen, die gelegentlich übrigens auch an anderen Punkten des Keimstreifens nachzuweisen sind, entsprechen den von mir (95a) bei Orthopteren beschriebenen Paracyten. Die Degenerationserscheinungen sind in beiden Fällen ganz ähnliche.

Die am Hinterende gelegene Ansammlung von Mesodermzellen liefert später die in die Schwanzborsten und Afterklappen eintretenden mesodermalen Bestandtheile, und es betheiligen sich diese Zellen ferner noch an der Bildung der Muskelschichten des Enddarmes.

Im Kopf findet sich außer den Cölomsäckchenpaaren des Antennensegmentes und der drei Kiefersegmente noch eine deutlich abgesetzte paarige Mesodermanhäufung im Vorkiefersegmente. Drei thorakale und zehn abdominale Mesodermsäckchen sind ohne Schwierigkeit nachzuweisen. Ob im elften Abdominalsegment Ursegmente noch zur Entwicklung gelangen, habe ich leider nicht feststellen können. Da aber auch bei Phyllodromia die rudimentären Cölomsäckchen im elften Segmente nur ganz kurze Zeit hindurch sich erhalten, so ist es immerhin nicht unwahrscheinlich, dass ein ähnliches Verhalten auch für Lepisma zutrifft.

Die weitere Differenzirung der Ursegmente, die Entstehung der Muskeln, des Fettkörpergewebes, des Herzens, der Blutzellen etc. behandele ich hier nicht im Einzelnen. Mit den schon bekannten Entwicklungserscheinungen von Orthopteren zeigt Lepisma in dieser Hinsicht eine sehr große Übereinstimmung.

Die mesodermalen Gewebe sind bei dem Ausschlüpfen der jungen Larve sämmtlich bereits fertig gestellt. Die Fettkörper, resp. das diesem entsprechende Bindegewebe, zeigt sich besonders stark im Thorax entwickelt, wo es den noch engen Vorderdarm umhüllt. Die bei Orthopteren im Fettkörper vorkommenden Oenocyten fehlen bei Lepisma.

Das Herz reicht vorn bis in den Mesothorax, seine hintere Verlängerung lässt sich bis in den mittleren Schwanzfaden hinein verfolgen. die Aorta erstreckt sich, vorn dem Ösophagus aufgelagert, bis in den vorderen Kopfabschnitt.

Das Nervensystem.

Unter den ektodermalen Organsystemen verdient besonders das Nervensystem eine Besprechung. Seine Anlage vollzieht sich bei Lepisma bereits frühzeitig.

Schon bei dem in Fig. II dargestellten Keimstreifen ist eine schwach ausgeprägte, zwischen den Extremitätenanlagen gelegene mediane Vertiefung sichtbar, die durch eine etwas hellere Färbung auffällt und den Ort kennzeichnet, an welchem später die Ganglien entstehen.

Die Ganglienzellen werden bei Lepisma gerade wie bei den Orthopteren von großen Neuroblasten gebildet, die in den Neuralwülsten zur Seite der tiefen und schmalen Neuralrinne auftreten. Ein in der Entwicklung begriffenes Abdominalganglion, an welchem die Neuroblasten zu erkennen sind, zeigt Fig. 3 (*nbl*), die Zahl der auf einem Querschnitt getroffenen Neuroblasten beträgt durchschnittlich etwa vier bis fünf.

In der Entwicklung der Punktsubstanz, der Kommissuren, des Mittelstranges etc. treten bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten nicht hervor. Erwähnenswerth ist indessen bei Lepisma eine unvollkommene Umwachsung der Punktsubstanz von Seiten der Ganglienzellen in den einzelnen Bauchmarkganglien.

Während bei den höheren Insekten die bekanntlich stets dorsalwärts entstehende Punktsubstanz ringsum von Ganglienzellen später umwachsen wird, so verhält sich Lepisma — gerade wie auch andere Thysanuren — in dieser Hinsicht etwas abweichend. Die Punktsubstanz tritt auch hier dorsalwärts auf, die Ganglienzellen schieben sich aber nicht über sie hinweg, sondern bleiben größtentheils an der Ventralseite des Ganglions zurück. Ein dünnes Neurilemm, welches das ganze Ganglion einschließt, dient fast allein als Grenze für die dorsal gelegene weiße Substanz (Fig. 6).

Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht nur diejenigen Ganglienzellen, welche dem Mittelstrang angehören und von dem Boden der medianen Neuralrinne herstammen. Letztere gelangen bis zur Dorsalseite und bilden in ihrer Gesammtheit einen median gelegenen dunkeln Streifen, der durch die ganze Länge des Bauchmarkes sich hinzieht und bei Betrachtung eines solchen in toto sogleich ins Auge fällt (Fig. 14).

Erwähnenswerth ist ferner die geringe Entwicklung der Längskommissuren. Wenn das junge Lepisma das Ei verlässt, so bildet das ganze Bauchmark einen kontinuirlichen Strang. Von eigentlichen Kommissuren kann man noch nicht reden. Die Ganglien stehen in Verbindung, indem sie sich beinahe unmittelbar an einander schließen. Erst in späteren Stadien wird namentlich in den vorderen Körperpartien die Trennung eine deutlichere.

Unter den Ganglienanlagen des Kopfes fallen während der Embryonalentwicklung besonders die Antennenganglien durch ihre Größe und Selbständigkeit auf. Im Abdomen treffen wir elf Ganglien an, sie sind in Fig. 10 dargestellt. Die Anlage eines elften Abdominalganglions, dessen Existenz ich bereits bei Orthopteren nachgewiesen hatte, ist bei Lepisma besonders deutlich, obwohl es nicht ganz die Größe des vorhergehenden Bauchganglions erreicht.

Die hinteren Abdominalganglien (achtes bis elftes) verschmelzen später bei der Koncentration der Bauchkette zu einem größeren Ganglion, das bei den eben ausgeschlüpften Larven im achten Hinterleibssegment liegt (Fig. 9 und 11). Später rückt es weiter nach vorn. Das abdominale Bauchmark besteht demgemäß bei Lepisma aus acht Ganglien.

Auf die Entwicklung des Gehirns und der Sinnesorgane gehe ich nicht im Speciellen ein. Zu bemerken sind vier große lappenförmige Anhänge, die am Protencephalum entstehen und nach hinten gerichtet sind. Sie bestehen nur aus Ganglienzellen, enthalten also im Innern keine Punktsubstanz. Derartige Anhänge pflegen bei den Orthopteren nicht entwickelt zu sein.

Als Bestandtheile des Eingeweidenervensystems werden das Ganglion frontale, sowie einige Schlundganglien vom Vorderdarm aus angelegt. Dieselben sind bei dem in Fig. 10 dargestellten Schnitt getroffen worden.

Die Tracheen.

Das Tracheensystem gelangt bei Lepisma spät zur Entwicklung. Erst zur Zeit, wenn der Körper aus dem Dotter hervortritt, konnte ich Tracheeneinstülpungen nachweisen.

Außer dem Meso- und Metathorax sind die ersten neun Hinterleibssegmente im Besitz von Stigmen. Auch am zehnten Abdominalsegment habe ich an der betreffenden Stelle eine kleine Anhäufung von Hypodermiszellen gefunden, welche höchst wahrscheinlich einem rudimentären Stigma entsprechen dürfte.

Da Lepisma im erwachsenen Zustande nur zehn Stigmenpaare besitzt, ich stütze mich auf die Angaben von Grassi (88), so muss später eine Rückbildung der Stigmenanlagen im neunten Abdominalsegmente stattfinden.

Bei den jungen Larven kurz nach dem Ausschlüpfen kann man die Tracheeneinsenkung im neunten Abdominalsegment noch deutlich erkennen, sie ist bei der in Fig. 11 (St_{11}) gegebenen Abbildung dargestellt worden. Das betreffende Stigma tritt ferner an dem in Fig. 18 abgebildeten Embryo hervor. An Schnitten zeigt sich das neunte Abdominalstigma als kleine grubenförmige Hypodermiseinsenkung.

Offenbar kommt bei Lepisma in dem Auftreten von Stigmenanlagen hinter dem achten Abdominalsegment noch ein primitives

Verhalten zum Ausdruck, welches bei den höher stehenden Insekten bereits vermisst wird.

Bei den Orthopteren habe ich wenigstens immer nur zehn Paar von Tracheeneinstülpungen nachweisen können, doch ist zu bemerken, dass von CHOLODKOVSKY (91) auch für Phyllodromia das Vorhandensein eines embryonalen neunten Bauchstigmenpaares angegeben worden ist.

Die Genitalorgane.

Die ersten Spuren der späteren Fortpflanzungsdrüsen lassen sich bereits bei ganz jungen Lepismakeimstreifen erkennen. Ungefähr in der Zeit, in welcher die Embryonalanlage in den Dotter sich einzusenken beginnt, bemerkt man am Hinterende derselben einen höckerartigen Vorsprung (Fig. 2 *gz*).

Untersucht man diesen Vorsprung an Schnitten, so zeigt sich, dass er aus Zellen zusammengesetzt ist, welche von der oberflächlichen (Ektoderm-) Schicht sich bereits vollkommen abgelöst haben. Diese Zellen hat man als Genitalzellen aufzufassen, sie unterscheiden sich von den gleichfalls schon zur Absonderung gelangten Mesodermzellen, mit denen sie in direktem Zusammenhang stehen, durch ihre ein wenig größeren Kerne, die sich besonders noch durch einen etwas geringeren Gehalt an Chromatin auszeichnen. Die Kerne der Geschlechtszellen erscheinen aus diesem Grunde etwas heller, diejenigen der Mesodermzellen dagegen dunkler.

Dieselbe Eigenthümlichkeit tritt uns bei den Geschlechtszellen zahlreicher Orthopteren (Periplaneta, Gryllus), häufig sogar noch in weit stärkerem Maße, entgegen. Auch dort finden sich in frühen Stadien die Genitalzellen an der gleichen Stelle wie bei Lepisma, d. h. am hintersten Körperende, und sie unterscheiden sich ebenfalls hauptsächlich durch hellere Färbung von den angrenzenden Körperzellen.

Bei Lepisma ist der hervorgehobene Unterschied nicht schwer festzustellen, so lange die Genitalzellen noch in größerer Menge am Hinterende zusammengedrängt sind. In späteren Stadien dagegen, wenn die Genitalzellen sich zerstreuen und einzeln, zwischen und neben den Mesodermzellen nach vorn wandern, wird die Unterscheidung eine bedeutend schwierigere.

Da die Genitalzellen abgesehen von dem geringfügigen Unterschied in der Färbung der Kerne im Gegensatz zu den Mesodermzellen leider nicht merklich durch Größe oder sonstige Eigenschaften ausgezeichnet sind, so erklärt es sich, dass die Wanderung der Geschlechtszellen, die sich bei Orthopteren vielfach mit aller Klarheit verfolgen lässt, bei Lepisma nur mit großer Schwierigkeit nachzuweisen ist.

Obwohl also Lepisma in dieser Hinsicht für das Studium der Genitalorgane kein günstiges Objekt darstellt, so habe ich mich doch an mehreren Präparaten davon überzeugt, dass die Wanderung der Geschlechtszellen sich ganz ähnlich wie bei den Orthopteren vollzieht. Stets gelangen die Geschlechtszellen an die dorsalen Ursegmentwandungen, dringen in dieselben ein und bilden zusammen mit den Mesodermzellen der letzteren die Genitalfollikel. Ein Eindringen der Genitalzellen in das Cölom, wie dies bei Phyllodromia der Fall zu sein pflegt, habe ich nicht bemerkt. Anscheinend besitzt Lepisma in dieser Beziehung eine größere Übereinstimmung mit Periplaneta.

Die Genitalfollikel, welche sich aus der ursprünglich in jeder Körperhälfte einen zusammenhängenden Strang darstellenden Geschlechtsanlage differenziren, sind, während der Embryo den Dotter umwächst, bereits deutlich als solche erkennbar.

Es kommen beim Weibchen fünf Paar Geschlechtsfollikel zur Entwicklung, die in weiten Abständen von einander liegen und in segmentaler Anordnung auf das zweite bis sechste Abdominalsegment vertheilt sind. Sie sind dem Hinterrande der betreffenden Segmente genähert, nur das letzte Paar liegt in der Mitte seines Segmentes.

Beim Männchen bilden sich die Hodenfollikel im vierten bis sechsten Abdominalsegment aus. Die Follikel sind hier zu Doppelpaaren vereinigt, d. h. an jeder Körperseite trifft man in den betreffenden Segmenten zwei Hodenfollikel an, die durch selbständige Ausführungsgänge mit dem langgestreckten Vas deferens zusammenhängen.

Die Gesammtzahl der Hodenfollikel beträgt somit beim Männchen zwölf, die der Eiröhren beim Weibchen zehn. Noch beim Ausschlüpfen ist die Vertheilung der Genitalfollikel in der angegebenen Weise eine deutlich erkennbare. Später gewinnen die Geschlechtsdrüsen beträchtlich an Umfang und rücken wohl auch durch relative Verkürzung des sie verbindenden Ausführungsganges näher zusammen, so dass ihre regelmäßige paarweise Vertheilung auf je ein Körpersegment verwischt wird.

Der Inhalt der Genitalfollikel besteht aus Epithelzellen, die zumeist der Wand anliegen und aus den eigentlichen, mehr im Inneren befindlichen Geschlechtszellen. Diese letzteren sind bei jungen Larven sämmtlich noch von fast gleicher Größe, eine Differenzirung hat noch nicht stattgefunden. Die Ausbildung der Eizellen, welche bei den Blattiden schon während der Embryonalzeit beginnt, findet also bei Lepisma erst während der postembryonalen Entwicklung statt. Am dorsalen Ende gehen die Epithelzellen der Eiröhre in Endfäden über. Dieselben fehlen, wie auch OUDEMANS (88) richtig hervorhebt, bei Machilis und sind meines Wissens überhaupt noch nicht bei Thysanuren bisher festgestellt worden. An den Hodenfollikeln, bei denen Endfäden fehlen, wird frühzeitig eine Tunica propria ausgebildet.

Die Ausführungsgänge der Genitaldrüsen.

Die mesodermalen Geschlechtsgänge (Vas deferens resp. Oviduct) entstehen wie bei den Orthopteren aus den medial gelegenen Abschnitten der dorsalen Ursegmentwände.

Die Genitalgänge reichen beim Männchen ursprünglich bis in das zehnte, beim Weibchen bis in das siebente Abdominalsegment. In diesen Segmenten gestalten sich die Cölomsäckchen zu den bekanntlich auch bei Orthopteren entwickelten Terminalampullen der Ausführungsgänge um. Die Ampullen sind bei Lepisma sackförmig und weit, dauernd mit einem deutlichen Lumen versehen.

Im männlichen Geschlechte gelangen die Endampullen bei der Reduktion des zehnten Abdominalsternites während der Embryonalzeit in das neunte Segment hinein, an dessen Hinterrande sie der Hypodermis anliegen.

Die Endstücke der Vasa deferentia resp. Oviducte mit den Endampullen zeigen die Fig. 9 und 11.

Man erkennt, dass im männlichen Geschlechte die Genitalgänge (Fig. 11 *vdf*) in annähernd geradem Verlaufe bis zum Hinterende des achten Abdominalsegmentes sich erstrecken. Dann wenden sie sich medialwärts, konvergiren und gehen in die großen Endampullen über. Letztere sind übrigens an Totopräparaten nicht sehr deutlich, weil sie zum Theil von Hypodermiswucherungen überdeckt werden. Erst Schnittserien geben hierüber genauere Auskunft.

Beim Weibchen (Fig. 9) kann man sich leichter davon überzeugen, dass die Oviducte unmittelbar in die keulenförmig gestalteten Endampullen übergehen.

Ein Lumen ist in diesen Stadien lediglich in den Ampullen sichtbar. Die Geschlechtsgänge bestehen in beiden Geschlechtern noch aus dicht an einander gereihten Zellen.

Die Frage, ob rudimentäre Geschlechtsgänge auch bei Lepisma zur Entwicklung kommen, habe ich leider nicht entscheiden können. Man bemerkt beim Weibchen im achten und neunten Segmente kurze zellige Stränge, die in ähnlicher Weise wie die Oviducte an den Hinterrand der Bauchplatten sich anheften. Mit den Oviducten stehen diese Stränge, welche auch in Fig. 9 angegeben wurden, nicht im Zusammenhang. Ob sie als rudimentäre Genitalgänge aufzufassen sind, lasse ich dahingestellt.

Sobald die Terminalampullen des Männchens an das Hinterende des neunten Abdominalsegmentes gelangt sind, senkt sich zwischen sie eine mediane Hautwucherung ein. Die einwuchernden Ektodermzellen umfassen die beiden Ampullen von der ventralen und medialen Seite. Sie sind es, die, wie oben erwähnt, während der Larvenstadien die Endstücke der Vasa deferentia theilweise überdecken und damit bei einer Betrachtung von der Ventralseite her undeutlich machen.

Durch die Einwanderung von Hypodermiszellen entsteht schließlich zwischen und hinter den beiden Ampullen eine kleine ektodermale Einstülpung. Diese letztere entspricht dem Ductus ejaculatorius. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass bei Lepisma die Anlage des ektodermalen Endabschnittes der Leitungswege von Anfang an eine unpaare mediane ist.

Bei der bereits oben erwähnten, in späteren Stadien sich vollziehenden Zweitheilung des neunten Abdominalsternites werden die männlichen Terminalampullen noch weiter nach vorn verlagert und gelangen in das achte Segment.

Die Ektodermverdickungen in der Umgebung der männlichen Genitalöffnung prägen sich nunmehr immer stärker aus. Man kann bei den älteren Larven im Wesentlichen vier derartig verdickte Hautpartien unterscheiden.

Zwei derselben befinden sich zu den Seiten des Ductus ejaculatorius und liegen somit noch im Bereiche des achten Abdominalsegmentes. Zwei weitere Verdickungen erheben sich im neunten Segmente, und zwar treten sie dort an der Innenseite der Sternitenhälften auf.

Die erstgenannten Hypodermisabschnitte ergeben bei der Imago zwei zu den Seiten der männlichen Geschlechtsöffnung befindliche Höcker. Sie sind am Hinterrande mit starken Chitinhaaren besetzt

(Fig. III *Dr*) und werden aus großen Drüsenzellen zusammengesetzt, welche die Fortsetzung des den Ductus ejaculatorius umhüllenden Drüsenmantels sind.

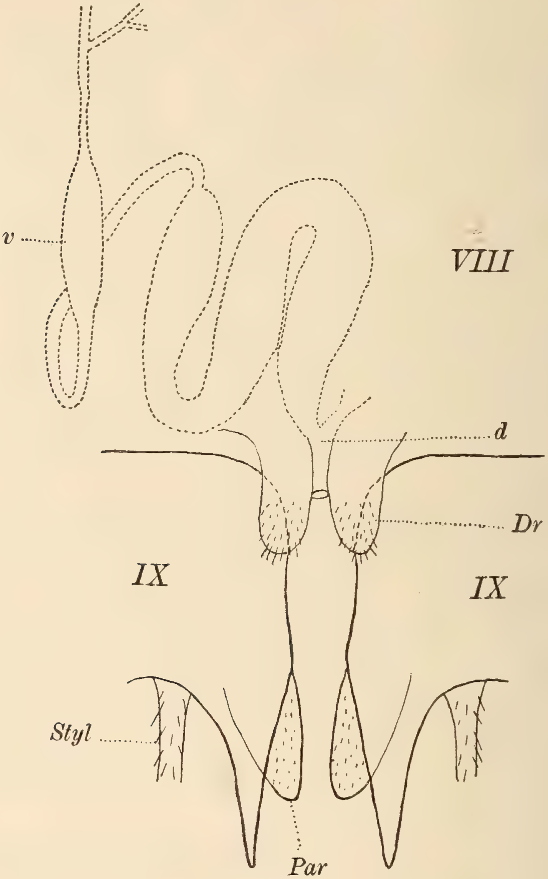


Fig. III.

Die Endabschnitte des männlichen Geschlechtsapparates von Lepisma saccharina. Die mesodermalen Kanäle sind punktirt. Oben links erkennt man das Vas deferens, in welches die Ausführungsgänge des hintersten Hodenpaares einmünden. Das Vas deferens erweitert sich hierauf zur Samenblase (*v*) und geht nach einer Windung in den dickwandigen, schlingenförmig gewundenen Endabschnitt über. Letzterer wurde künstlich aus einander gezogen. Das Vas deferens der linken Körperseite ist fortgelassen. *VIII* achtes, *IX* neuntes Bauchsternit, die Hälften desselben aus einander gebogen. *Dr*, Drüsenanhänge zur Seite der Genitalöffnung, im natürlichen Zustande größtentheils bedeckt vom neunten Sternit. *Par* Parameren, *Styl* Stylus.

Die an der (dorsalen) Innenseite der gespaltenen neunten Bauchplatte entstandenen beiden Wucherungen entsprechen den als Parameren bekannten männlichen Genitalanhängen anderer Insekten. Die Parameren, welche dem hinteren Gonapophysenpaar des Weibchens entsprechen dürften, sind bei Lepisma, gerade wie bei Lepismina, Nicoletia a. a. ungegliedert, während bei Machilis pol. die vier Gonapophysen eine Gliederung gewinnen.

Merkwürdig ist, dass Grassi (88) die Parameren der Lepisma gar nicht gesehen zu haben scheint. Er hebt wenigstens ausdrücklich hervor, dass bei Lepisma äußere männliche Genitalanhänge fehlen, beschreibt solche aber bei Nicoletia. Nach meinen Beobachtungen sind die Parameren von Nicoletia phytophila und Lepisma saccharina einander sehr ähnlich gestaltet. Bei ersterem Insekt sind sie etwas schlanker, distal verdickt, bei Lepisma mehr plump kolbenförmig, irgend ein durchgreifender Unterschied ist jedoch nicht vorhanden[1]. Auch Haase (89) hat die männlichen Gonapophysen von Lepisma nicht erwähnt.

Der Ductus ejaculatorius (Fig. III *d*) ist entsprechend seiner ektodermalen Herkunft mit Chitin ausgekleidet und unterscheidet sich dadurch in histologischer Hinsicht auf den ersten Blick von den mesodermalen Theilen des Genitalapparates.

Unter den letzteren erfahren die Endampullen des Männchens im postembryonalen Entwicklungsverlauf eine sehr beträchtliche Vergrößerung. Sie werden zu den schlingenförmig gekrümmten Endabschnitten der Vasa deferentia, welche neben einander in den Ductus ejaculatorius einmünden.

Nach Grassi (87) sollen die schlingenförmigen Endtheile der Vasa deferentia als Samenblasen fungiren. Nach meinen Beobachtungen sind diese Abschnitte indessen mit sehr hohen Drüsenzellen ausgekleidet, deren Kerne wandständig sind und deren Plasma zahlreiche kleine Körnchen enthält. Es scheint in diesen drüsigen Abschnitten wohl das zur Umhüllung der Samenfäden erforderliche schleimige Sekret producirt zu werden.

Durch ein engeres Verbindungsstück getrennt, finde ich an jedem Vas deferens eine weiter vorn gelegene sackförmige Erweiterung vor (Fig. III *v*). Bei den jungen Männchen sind ausschließlich diese Erweiterungen mit reifen Spermatozoen gefüllt und mit Rücksicht hierauf wohl als die eigentlichen Vesiculae seminales zu betrachten.

---

[1] Ich kann Grassi nur völlig zustimmen, wenn er die nahe Verwandtschaft zwischen Nicoletia und Lepisma (resp. Lepismina) betont. In dem von Dalla Torre herausgegebenen Katalog (die Gattungen und Arten der Apterygogenea. Innsbruck 1895) ist bedauerlicherweise Nicoletia neuerdings wieder in der Familie der Campodeidae untergebracht worden.

Beim Weibchen findet während der Larvenentwicklung ähnlich wie beim Männchen eine Verschiebung der Terminalampullen statt. Diese letzteren, d. h. also die erweiterten Endstücke der Oviducte, reichen alsdann nur noch bis zum Hinterende des sechsten Abdominalsegmentes. Die Vagina geht aus einer medianen Einstülpung im achten Segmente hervor. Die Ektodermeinwucherung bildet daselbst eine nach dem Vorderende des Körpers gewendete und dort erweiterte, zwischen den Endtheilen der Oviducte gelegene Tasche. Diese letztere habe ich bei geschlechtsreifen Weibchen von Lepismina mit Samenfäden gefüllt gefunden, womit also ihre Bedeutung als Receptaculum seminis sichergestellt ist. Nach GRASSI soll die Tasche außerdem noch als Bursa copulatrix fungiren. Ebenfalls ektodermalen Ursprungs sind die beiden in die Vagina hinten einmündenden Glandulae sebaceae.

Die weiblichen Gonapophysen entwickeln sich aus Hautwucherungen, die paarweise unmittelbar neben der Medianlinie im achten und neunten Abdominalsegmente angelegt werden.

Aus diesen vier (Ovipositoren), die bei Lepisma einfache ungegliederte Scheiden darstellen, setzt sich später die Legeröhre zusammen[1].

Der Verdauungsapparat.

Der Darmtractus von Lepisma besteht wie bei anderen Insekten aus den bekannten drei Hauptabschnitten, Vorder-, Mittel- und Enddarm.

An dem ersteren ist ein schmaler Ösophagus, ein erweiterter Kropf, sowie ein mit sechs kräftigen Chitinzähnen versehener Muskelmagen zu unterscheiden. Der Mitteldarm besitzt keine Anhänge, sein vorderer Abschnitt ist beträchtlich erweitert. In den vorderen Theil des Enddarmes münden die Vasa Malpighi ein, der hintere Abschnitt ist mit auffallend großen, plattenförmigen oder kubischen Zellen versehen, welche die erweiterten, in den Enddarm einmündenden Divertikel auskleiden.

Die Entwicklung von Vorder- und Enddarm bietet bei Lepisma kaum etwas Bemerkenswerthes dar. Stomodäum und Proctodäum senken sich frühzeitig (Fig. II) vom Ektoderm in das Innere ein. Während sie Anfangs einfache sackförmige Einstülpungen darstellen, wird später ihr Boden immer dünner und dünner, und schließlich auf eine zarte und feine zellige Grenzlamelle reducirt, welche gegen den Dotter hin den Abschluss bildet (Fig. 10 *ggr*). Diese Grenzlamellen des Stomodäums und des Proctodäums werden noch vor dem Ausschlüpfen aufgelöst.

---

[1] Bei einem weiblichen Individuum von Nicoletia phytophila Gervais, welches ich auf der Insel Lesina fing, bemerkte ich eine, freilich nicht sehr scharf ausgeprägte Gliederung der vier Ovipositoren. Die Zahl der Glieder betrug mehr als zwanzig. Es ist dies ein bei Thysanuren bisher noch nicht beobachtetes Verhalten, welches ich hier nur erwähne, weil es zeigt, wie leicht selbst bei nahe verwandten Insekten ein und dasselbe Organ bald gegliedert, bald ungegliedert sein kann.

Wenn die junge Larve das Ei verlässt, so ist der Ösophagus erst ein ganz enges Rohr, der Kropf bildet eine unbedeutende Anschwellung desselben. Am Muskelmagen sind bereits sechs hohe Epithelfalten entwickelt, von denen aus später die chitinösen Kauzähne abgesondert werden. Letztere sind aber erst in Gestalt einer zarten farblosen Chitinlamelle vorhanden.

Am proximalen Ende des Enddarmes entstehen zur Embryonalzeit, während der Körper den Dotter umwächst, vier Vasa Malpighi. Dieselben treten paarweise als kleine Ausstülpungen der Enddarmwandung auf.

Die primäre Zahl der Vasa Malpighi ist demnach bei Lepisma die gleiche wie bei den Blattiden.

Das oben erwähnte hohe (Drüsen-) Epithel des Enddarmes entwickelt sich ebenfalls schon in embryonaler Zeit.

Die Entwicklung des Mitteldarmes habe ich leider nicht bis zum definitiven Abschluss verfolgen können, doch hat sich so viel mit Bestimmtheit ergeben, dass Lepisma in dieser Hinsicht sich wesentlich anders verhält als die sonst in vielen Beziehungen so nahe stehenden Orthopteren (Blattiden).

Zum besseren Verständnis ist es nöthig, zunächst auf die Beschaffenheit des Eidotters einzugehen. Im Inneren desselben treffen wir bei Lepisma die Dotterzellen an. Von den letzteren treten anfänglich nur die Kerne hervor, welche zwischen den Dotterballen sichtbar sind.

Eine Dotterzelle (*dk*) ist auf dem in Fig. 5 abgebildeten Schnitt dargestellt worden. Wie die Figur zeigt, sind bei Lepisma in frühen Stadien die im Dotter enthaltenen Elemente nicht wesentlich von den Keimstreifzellen unterschieden. Die Kerne der Dotterzellen fallen weder durch ihre Größe auf, noch sind sie durch distinkte Färbung in merklicher Weise ausgezeichnet. Derartige Unterschiede pflegen bei höheren Insekten bekanntlich fast stets sehr frühzeitig hervorzutreten.

Wenn die Keimhüllenbildung beendet ist, macht sich an dem Lepismaei die sog. Dotterfurchung bemerkbar. Ähnlich wie bei den Blattiden kann dieselbe auch bei Lepisma nicht als eine sehr deutliche bezeichnet werden, ein Umstand, der wohl mit der Beschaffenheit des aus relativ großen Ballen zusammengesetzten Dottermaterials zusammenhängen mag.

Immerhin kann man im Inneren der undeutlich markirten Dottersegmente je einen Kern erkennen (Fig. 1 *dk*). Dieser letztere gehört also einer Dotterzelle an, deren Zellleib die Dotterbestandtheile in sich aufgenommen hat. Ob alle Dotterzellen in dieser Hinsicht sich in übereinstimmender Weise verhalten, vermag ich nicht anzugeben.

Im späteren Entwicklungsverlauf fällt es besonders auf, dass bei Lepisma die Kerne der Dotterzellen niemals die exorbitante Größe erlangen, wie dies bei anderen Insekten der Fall zu sein pflegt. Die Dotterkerne unterscheiden sich in letzterer Beziehung selbst in späten Stadien durchaus nicht von den Kernen anderer Körperzellen. Die bei höheren Insekten fast regelmäßig nachweisbare amitotische Theilung der Dotterzellen habe ich bei Lepisma niemals beobachten können.

Wenn die jungen Lepismen das Ei verlassen haben, so weichen die Dottersegmente aus einander und ziehen sich an die Wand des Mitteldarmes zurück, welche einstweilen allerdings nur aus einer dünnen, später zur Muscularis sich umgestaltenden Mesodermlamelle besteht.

Durch das Auseinanderweichen der Dottersegmente kommt im Inneren des Mitteldarmes ein freier Raum zur Ausbildung, der zunächst von einer flüssigen, wohl durch theilweise Auflösung der eiweiß- und fetthaltigen Dottersubstanz entstandenen Masse erfüllt ist. Diese nach der Fixirung natürlich geronnene Substanz ist an Schnitten deutlich wahrzunehmen, und man erkennt, dass nach Auflösung der vorderen Grenzlamelle sie auch in den Vorderdarm hineinfließt und zuletzt sogar, wenngleich in geringem Maße, auch bis in den Enddarm gelangt.

Ein ähnliches Überfließen der sich auflösenden Dottersubstanz vom Mitteldarm aus in den hinteren Abschnitt des Vorderdarmes ist von Korotneff (85) bei Gryllotalpa, und von mir außerdem bei Periplaneta (95 a) beobachtet worden.

Ein Theil der Dotterkerne, in deren Umgebung nunmehr etwas Plasma sichtbar wird, und die man daher jetzt als Dotterzellen bezeichnen muss, wandert in diesen Stadien vollkommen aus der Dottersubstanz aus und lagert sich an die Mitteldarmwandung an.

Vielleicht handelt es sich übrigens bei diesen Zellen weniger um eine eigentliche Wanderung, als vielmehr um eine Auflösung und Resorption der im Zellplasma enthaltenen Dotterbestandtheile. Jedenfalls ziehen sich diese Dotterzellen an die Wand des Darmkanals zurück und beginnen dort sich sofort lebhaft mitotisch zu theilen, so dass an der betreffenden Stelle bald eine kleine Gruppe von fünf bis sechs Zellen vorzufinden ist.

Derartige, durch Dotterzellen gelieferte Zellengruppen entstehen in der ganzen Länge des Mitteldarmes. Die einzelnen Gruppen liegen niemals direkt an einander, sondern sind stets noch durch die großen undeutlich begrenzten, mit Dotterkernen versehenen Dottersegmente getrennt.

Einen Querschnitt durch den Mitteldarm einer Lepismalarve habe ich zur Veranschaulichung der eben geschilderten Verhältnisse in Fig. 6 wiedergegeben. Es sind mehrere wandständige Zellengruppen (*crypt*) getroffen worden, und es sind außerdem die großen mit Dotterballen noch gefüllten Dotterzellen zu erkennen.

Leider habe ich die Entwicklung nur bis zu diesem Punkte verfolgen können, indem ich in dem Glauben, dass die Mitteldarmbildung ihren Abschluss bereits gefunden hätte, die jungen Larven getödtet habe. Bei den eingefangenen nur wenig größeren Larven fand ich das Mitteldarmepithel schon in seiner definitiven Gestaltung vor. Es ist hieraus vielleicht zu entnehmen, dass zwischen den letzten von mir beobachteten Stadien und dem fertigen Zustande keine sehr große Lücke sich mehr befindet.

Das ausgebildete Mitteldarmepithel besteht bei Lepisma aus ziemlich großen cylindrischen Zellen, zwischen welchen von Strecke zu Strecke die in der Tiefe gelegenen und als Regenerationsherde aufzufassenden Krypten eingeschaltet sind, die aus einer Anzahl dicht gedrängter kleinerer Zellen bestehen.

Die gewonnenen Resultate dürften bereits genügend sein, um zu beweisen, dass die Genese des Mitteldarmes von Lepisma eine völlig andere ist, wie bei den Orthopteren. Ich wiederhole die Hauptpunkte der Lepismaentwicklung: Die Dotterkerne überschreiten während der Embryonalentwicklung nicht die übliche Größe anderer Zellkerne, und eben so wenig wie an diesen waren bei den Dotterkernen amitotische Theilungen nachweisbar.

Einen Zerfall der Dotterzellen vor oder nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei habe ich bei Lepisma nicht beobachtet. Dass eine Auflösung noch in späteren Stadien vor sich geht, ist außerordentlich unwahrscheinlich. Wir werden vielmehr anzunehmen haben, dass die kleinen wandständigen mitotisch sich theilenden Gruppen von Dotterzellen den Krypten des späteren Mitteldarmepithels bereits entsprechen, indem sie schließlich das ganze Epithel zu ergänzen haben.

Die Krypten sind bei den Lepismalarven Anfangs noch durch immer kleiner werdende dotterhaltige Zellen getrennt, welche den in Funktion begriffenen Mitteldarmzellen anderer Insekten gleich zu setzen sind.

Außer den Krypten und den Mitteldarmzellen (Dottersegmenten) war selbst ein Darmlumen bei den von mir untersuchten Lepismalarven schon erkennbar. Dieses enthielt keinen Dotter mehr, sondern war nur mit der oben erwähnten geronnenen Masse gefüllt.

Wenn man berücksichtigt, dass auf diese Weise der Mitteldarm im Wesentlichen eigentlich schon vollkommen angelegt ist, so wird man es als höchst unwahrscheinlich ansehen müssen, dass in nur wenig späteren Stadien noch eine durchgreifende Umgestaltung und Umwälzung vor sich gehen soll. Eine solche könnte nur durch Einwucherungen vom Vorder- und Enddarm aus herbeigeführt werden, da der Mitteldarm an allen anderen Punkten bereits vollkommen abgeschlossen ist.

Das Auswachsen ektodermaler Epithellamellen von Stomodäum und Proktodäum beginnt indessen bei den Orthopteren bereits stets in embryonaler Zeit und geht mit der allmählichen Degeneration der Dotterzellen Hand in Hand. Eben so wenig wie eine solche sich nachweisen ließ, habe ich bei Lepisma eine ektodermale Einwucherung beobachten können. Dass das Stomodäum sich etwas in den dotterhaltigen Mitteldarm einstülpt, erklärt sich damit, dass der hintere Abschnitt des Vorderdarmes später rüsselförmig in das Mitteldarmlumen vorspringt.

Die hier angeführten Gründe sprechen meiner Ansicht nach dafür, dass der Mitteldarm bei Lepisma thatsächlich von den Dotterzellen gebildet wird und somit entodermaler Natur ist.

Allgemeiner Theil.

I.

In den vorstehenden Abschnitten sind die wesentlichen Grundzüge der Lepismaentwicklung hervorgehoben worden. Wenn auch gewisse Punkte der Körperbildung vorläufig noch nicht eingehender behandelt werden konnten, so hoffe ich doch, dass das Gebotene genügen wird, um bereits jetzt einen ausreichenden Gesammtüberblick zu gewähren und gleichzeitig einige Vergleiche mit der Entwicklungsgeschichte höherer Insekten zu ermöglichen.

Sieht man von den kurzen Mittheilungen ab, welche Grassi (85) über die Entwicklung von Japyx solifugus gemacht hat, so liegen über die embryonalen Entwicklungsprocesse der Thysanuren bisher noch keine specielleren Angaben vor. Ich bin daher gezwungen, fast ausschließlich auf das hier für Lepisma saccharina Mitgetheilte Bezug zu nehmen, wobei ich wohl kaum hervorzuheben brauche, dass in mancher Beziehung erst nach weiteren Untersuchungen an anderen Formen ein abschließendes Urtheil sich gewinnen lassen wird.

Im Gegensatz zu den Thysanuren, die wie erwähnt embryologisch fast gänzlich unberücksichtigt geblieben sind, hat man doch gelegentlich eingehendere Untersuchungen bereits an anderen apterygoten Insekten angestellt. Besonders gilt dies für die Poduriden, welche von Uljanin (75), Lemoine (82) und Anderen untersucht wurden.

Die Ergebnisse sind in den wesentlichen Punkten übereinstimmende gewesen. Es hat sich gezeigt, dass die Entwicklung der Collembola (Poduriden) durchaus nicht in jeder Hinsicht mit derjenigen höherer flügeltragender Insekten sich vergleichen lässt, sondern dass sie zum Theil nach einem eigenen Typus verläuft und vor Allem noch Sonderheiten zu erkennen giebt, welche unverkennbar an diejenigen der Myriopoden erinnern. Ich rechne hierhin in erster Linie das Nichtvorhandensein von eigentlichen Embryonalhüllen, besonders das vollkommene Fehlen eines Amnions, welches nach den bisherigen Erfahrungen weder den Myriopoden noch den niedersten Insektenrepräsentanten zuzukommen scheint.

Die Annahme, dass die gleichfalls noch zu den niederen flügellosen Insekten gehörenden Thysanuren sich nun in ihrer Entwicklung ebenfalls an diejenige der Poduriden oder Myriopoden anschließen würden, hat bisher im Allgemeinen wohl nahe genug gelegen.

Nach den oben mitgetheilten Befunden hat diese Ansicht gleichwohl aber keine Bestätigung erhalten. So weit es möglich ist, auf die Entwicklungsgeschichte von Lepisma hin ein Urtheil zu gewinnen, scheint es vielmehr, als ob gerade durch die (ectognathen) Thysanuren die weite zwischen den niederen flügellosen Insekten und den höheren flügeltragenden (pterygoten) Insekten befindliche Kluft theilweise überbrückt wird.

Lepisma, welche aus verschiedenen Gründen als eine der am höchsten stehenden Thysanuren angesehen werden muss, stimmt sogar in sehr wesentlichen Punkten der Entwicklung schon vollständig mit gewissen pterygoten Insekten, und zwar besonders mit den Orthoptera genuina überein.

In dem speciellen Theile habe ich bei Besprechung der einzelnen Organsysteme bereits mehrfache Vergleiche mit den Orthopteren ausgeführt. Ich fasse hier nochmals einige der wichtigsten Übereinstimmungen zwischen Lepisma und den Orthopteren zusammen.

Die Eier von Lepisma sind verhältnismäßig von beträchtlicher Größe und enthalten sehr viel Dotter, wodurch sie an die großen dotterreichen Orthoptereneier erinnern. Wenn der in letzteren entstehende Keimstreifen von Amnion und Serosa überwachsen wird, so gilt dies, wie wir gesehen haben, allerdings mit gewissen Modifikationen auch schon für Lepisma. Die Segmentirung des in Rede stehenden Insekts giebt unverkennbare Anklänge an die Körpergliederung der Blattiden und anderer Geradflügler zu erkennen, die Bildung der Extremitäten, der Gonapophysen etc. stimmt in fast allen Punkten mit derjenigen der letztgenannten Insekten überein.

Vor Allem tritt aber die Ähnlichkeit zwischen Lepisma und den Orthopteren zu Tage, sobald man die Einzelheiten in der Entwicklung der verschiedenen Organe betrachtet. Die Ausbildung des Mesoderms und sämmtlicher mesodermaler Gewebe, der Ursprung des Nervensystems, der Tracheen, der Vasa Malpighi, die Bildung der Genitaldrüsen und der Genitalgänge u. A. vollziehen sich bei Lepisma in einer Weise, dass man beinahe zu dem Glauben geführt werden könnte, nicht die Embryonalentwicklung eines Thysanurs, sondern die eines echten Orthopters zu verfolgen.

Aber nicht nur in wesentlichen Punkten der embryonalen Entwicklung kann man eine weitgehende Ähnlichkeit zwischen Lepisma und den Orthopteren feststellen, sondern es kommt eine solche bekanntlich auch noch in dem ganzen Bau des ausgebildeten Insekts zum Ausdruck. Besonders GRASSI (88) hat mehrfach hervorgehoben, dass nach der Gestaltung des Tracheensystems, des Darmes, der Geschlechtsorgane etc. Lepisma unstreitig als die am höchsten organisirte Thysanure anzusehen ist.

Mit den zahlreichen, wenn ich mich so ausdrücken darf, orthopterenartigen Zügen der Lepisma ist natürlich aber auch noch eine gewisse Anzahl primitiver Charaktere verknüpft, welche eben die Stellung zu den niederen (apterygoten) Insekten rechtfertigen.

Hier ist in erster Linie zu erwähnen die fehlende Ausbildung der Flügel, von denen während der postembryonalen Entwicklung der Lepismiden auch nicht die geringsten Spuren hervortreten, die dauernd auf einer einfachen Stufe verharrende Ausbildung der Mundtheile (deutliche Zusammensetzung des Labiums aus zwei Hälften), der Bau des Geschlechtsapparates (segmentale Anordnung der Genitalfollikel), sowie noch verschiedene Eigenthümlichkeiten, welche besonders während der Embryonalentwicklung sich geltend machen.

Während bei den höheren Insekten die Embryonalhüllen den Embryo vollkommen umwachsen, und die Serosa einen allseitig geschlossenen Sack darstellt, sind im Gegensatz hierzu[1] die Hüllen des Lepismaembryo noch unvollkommen ausgebildet. Die Serosa schließt sich hier nicht, es bleibt vielmehr in ihr eine Öffnung, der Amnionporus, dauernd erhalten. Das Amnion selbst dient bei Lepisma nicht wie bei anderen Insekten zur Umhüllung des Keimstreifens, sondern stellt lediglich eine Verbindung zwischen diesem und der Serosa dar.

In dem Auftreten von rudimentären Stigmen an den hintersten Abdominalsegmenten spricht sich fernerhin noch ein recht ursprüngliches Verhalten bei Lepisma aus, und wenn, woran ich nicht zweifle, durch weitere Untersuchungen die Bildung des Mitteldarmes aus den Dotterzellen sich bestätigt, so wird hiermit ein weiteres sehr gewichtiges Argument gewonnen sein, welches für die relativ niedrige Stufe spricht, die das in Rede stehende Insekt im Vergleich zu den Orthoptera genuina immerhin noch einnimmt.

Bei höheren Insekten geht, wie ich früher (95a) nachgewiesen habe, das Entoderm (Dotterzellen) in den meisten Fällen vollständig zu Grunde. Der Mitteldarm wird bei Orthopteren, Dermapteren und voraussichtlich noch bei zahlreichen anderen Insektengruppen durch Neubildungen hergestellt, die von den Ektodermschichten des Stomodäum und des Proktodäum sich abzweigen.

Lepisma ließ von einer solchen ektodermalen Einwucherung nichts erkennen und schließt sich somit offenbar in dieser wichtigen Beziehung noch an die Myriopoden resp. an andere apterygote Insekten an, bei denen voraussichtlich wenigstens zum großen Theil der Mitteldarm ebenfalls von den Dotterzellen gebildet wird.

---

[1] Dass bei einigen pterygoten Insekten die Embryonalhäute sekundär wieder einer Rückbildung anheimfallen können, kommt hierbei selbstverständlich nicht in Betracht.

Unter den flügeltragenden Insekten habe ich bisher nur bei Libelluliden die Betheiligung des Entoderms an der Darmbildung feststellen können.

Gerade in den zuletzt erwähnten embryologischen Sonderheiten prägen sich bei Lepisma wohl zweifellos Merkmale aus, die noch von den einfacher und primitiver organisirten Insektenvorfahren übernommen worden sind. Es wird sich bei weiteren Untersuchungen höchst wahrscheinlich noch deutlicher zeigen, dass überhaupt die heutigen Apterygota hinsichtlich ihrer Entwicklung noch Verhältnisse darbieten, welche unmittelbar an diejenigen niederer Tracheaten erinnern, zum Theil aber auch schon mit denen höherer Insekten übereinstimmen.

In anatomischer Hinsicht zerfallen die Apterygota mit Rücksicht auf den Bau ihrer Mundtheile in zwei anscheinend wohl getrennte, einander sich gegenüber stehende Gruppen: in die mit frei vorstehenden Mundwerkzeugen versehenen Ectognatha (Machilidae, Lepismidae), und in die durch in das Kopfinnere zurückgezogene Kiefer ausgezeichneten Entognatha (Japygidae, Campodeidae, Collembola).

Nach den bisherigen Erfahrungen zu urtheilen, scheint es nun, als ob bei den mit ectognathen Mundtheilen versehenen Thysanuren die Entwicklung im Ei bereits eine komplicirtere und vollkommenere wäre (Lepismiden), während bei den Apterygota entognatha die Entwicklungsprocesse sich vielfach noch in einfacherer Weise abspielen (Fehlen des Amnions bei den Collembola u. A.).

Fortgesetzte Untersuchungen an den Entognatha dürften allerdings wohl noch zu dem Resultate führen, dass selbst hier die Entwicklungsvorgänge nicht mehr in jeder Hinsicht als ursprüngliche angesehen werden dürfen, sondern ebenfalls schon mehrfache Modifikationen erlitten haben.

Hierfür spricht beispielsweise das Vorhandensein einer superficiellen Furchung, die selbst bei den Eiern der Entognatha vorkommt und von Grassi (85) bei Japyx, von mir bei einer Poduride (96a) konstatirt wurde. Bei den Entognatha pflegt sich ferner nicht mehr das Blastoderm in seinem ganzen Umfange an der Köperbildung zu betheiligen, sondern ein Theil des ersteren wird in Form des bekannten »Dorsalorgans«, welches sich mit der Serosa höherer Insekten bereits vergleichen lässt, in den Dotter eingestülpt, wo es der Rückbildung unterliegt.

II.

Nach diesem allgemeinen Überblick will ich noch auf einige Punkte der Lepismaentwicklung eingehen, welche für gewisse speciellere Fragen der Embryologie oder Morphologie von Insekten vielleicht von Interesse sind.

Es ist hier zunächst die sehr frühzeitige Einkrümmung des Lepismakeimstreifens in den Dotter erwähnenswerth. Der Embryonalkörper sinkt sogleich nach seiner Anlage, und zwar ganz ähnlich wie bei den Diplopoden unter Ausprägung einer ventralen Krümmung in die Dottermasse ein. Es ist wohl zweifellos, dass durch diesen Einstülpungsprocess die Entwicklung der Embryonalhüllen, d. h. des Amnions, herbeigeführt wird. Das Vorhandensein einer Serosa wird man eher verständlich finden, denn sie, resp. eine ihr entsprechende Blastodermpartie (Dorsalorgan) ist schon bei den niedersten Insektenvertretern der Anlage nach vorhanden. Die Serosa ist somit als der primäre und phyletisch ältere Bestandtheil der Embryonalhäute anzusehen, welcher sich zuerst ausgebildet hat, während das Amnion eine jüngere Bildung darstellt.

Wenn man sich die phyletische Entwicklung der Embryonalhüllen vorzustellen suchte, so hat man früher schon mehrfach die Entstehungsursache derselben in einer Einkrümmung des Insektenkeimstreifens in den Dotter gesucht. Diese Ansicht, welche besonders von Heider (89) vertreten worden ist, wird durch meine Befunde an Lepisma offenbar gestützt. Die Möglichkeit zu derartigen Entwicklungsprocessen und somit überhaupt die nothwendige Vorbedingung ist wohl, wie ich in einer anderen Arbeit (96b) hervorgehoben habe, durch den im Laufe der Zeit zunehmenden Dotterreichthum der Insekteneier gegeben worden.

Der einfachste Typus eines Insektenkeimstreifens giebt sich noch bei kugeligen, relativ dotterarmen Eiern zu erkennen. Der hüllenlose Keimstreifen ist hier ein superficieller, er ist entsprechend der kugeligen Gestalt des Eies dorsalwärts gekrümmt. Ein solches als primitiv anzusehendes Verhalten tritt gegenwärtig noch bei den Chilopoden, bei Poduriden (Orchesella) u. Anderen zu Tage.

Wenn das Ei durch zunehmenden Dottergehalt sich vergrößerte, so konnte es, wie ich in der oben citirten Arbeit hervorgehoben habe, bei dem später eintretenden Längenwachsthum des Keimstreifens sehr leicht zu einem Einsinken des letzteren unter das Oberflächenniveau (Serosa) und schließlich zu einer Bedeckung durch Embryonalhäute kommen.

Auf einer derartigen Stufe steht Lepisma und ein entsprechendes Verhalten kehrt dann auch bei den Orthopteren wieder, bei denen der Körper bereits, ohne vollkommen in die Dottermasse einzusinken, von den Keimhüllen überwachsen werden kann.

Die Größe und der Dotterreichthum des Eies ist bei Lepisma ferner als der eigentliche Grund anzusehen, aus welchem die dorsale Keimstreifkrümmung, die nach dem oben Gesagten als eine primäre anzusehen ist, bereits gänzlich vermisst wird. Der Lepismaembryo ist von Anbeginn ventralwärts gekrümmt und verharrt in diesem Zustande bis zum Ausschlüpfen.

Sucht man bei höheren Insekten nach einem Anklang an die ausgesprochen ventrale Krümmung von Lepisma, so ist dieser wohl zweifellos in der von mir Caudalkrümmung genannten Umbiegung des hinteren Körperendes vieler Insektenembryonen gegeben. Dieselbe zeigt sich bei den Orthopteren, den Odonaten, Ephemeriden fast in allen bisher bekannt gewordenen Fällen, und sie gelangt selbst dann zum Ausdruck, wenn der Keimstreifen im Übrigen vollkommen dorsal gekrümmt ist (z. B. Forficula).

Die Körpersegmentirung von Lepisma hat im Wesentlichen eine Bestätigung der an Orthopteren und Odonaten (95, 96 b) gewonnenen Ergebnisse geliefert.

Gerade wie bei den genannten Insekten geht der Kopf der Thysanuren aus sechs Segmenten hervor. Die Antennen treten deutlich postoral auf und kennzeichnen das zweite, auf das Mundsegment folgende, Kopfsegment.

Das kleine Vorkiefersegment (drittes oder Intercalar-Segment) zeigt sich bei Lepisma etwa mit derselben Deutlichkeit wie bei den Blattiden. Eigentliche Extremitäten kommen an ihm nicht zur Ausbildung, dagegen ist eine Ganglionanlage zu erkennen, die zu einer gewissen Zeit sehr gut von dem Antennenganglion abgesetzt ist.

Letzteres Verhalten habe ich in Fig. 20 abgebildet. Die Antennenganglien sind in diesen Stadien etwas erhaben, indem sie zu den Seiten der Mundöffnung ein wenig emporgerückt sind, um sich an die Ganglien des Oralsegmentes anzuschließen. Hierdurch heben sie sich dann von den in einem etwas tieferen Niveau liegenden Ganglien des Vorkiefersegmentes deutlich ab. Auch späterhin sind die aus letzterem Segmente hervorgegangenen Ganglienmassen noch gut zu unterscheiden.

An den Kiefersegmenten interessirt vor Allem die Bildung der Maxillenpaare.

Bei Lepisma zeigt es sich mit großer Deutlichkeit, dass der Palpus maxillaris resp. labialis den distalen Gliedern eines Extremitätenstammes, also etwa dem eines Thoraxbeines, homolog ist. Das Basalstück einer Maxille, vom dem der Palpus ausgeht, hat man dagegen dem Coxalabschnitt eines Beines gleich zu setzen. An diesem basalen oder coxalen Theil erheben sich später als Auswüchse die Lobi interni und externi.

In der Entwicklung der Maxillen von Lepisma spiegelt sich also noch die allmähliche Umgestaltung eines Gangbeines zu einer Mundgliedmaße wieder.

Gerade wie bei Limulus und den Skorpionen an den Coxalstücken der vordersten Rumpfgliedmaßen die Kauladen sich entwickelt haben, so ist dies auch bei den Insekten der Fall. Lobi interni und externi der Insektenkiefer — es gilt dies wenigstens für die Lepismiden, die Orthoptera genuina u. A. — sind als Coxalfortsätze aufzufassen, die an den vordersten Rumpfbeinen entstanden sind und das Geschäft der Aufnahme resp. Zerkleinerung der Nahrung unterstützen sollten.

Hand in Hand mit der kräftigeren und stärkeren Ausbildung der Coxalfortsätze oder Laden ist dann eine allmähliche Reduktion des Extremitätenstammes gegangen, der schließlich zu einem einfachen Taster degradirt wurde unter Aufhebung seiner ursprünglichen lokomotorischen Bedeutung.

An dem vordersten Kieferpaare, den Mandibeln, ist der gesammte distale Abschnitt des Extremitätenstammes überhaupt zu Grunde gegangen, und es hat sich nur ein allerdings um so größeres und kräftigeres Coxalstück erhalten.

Die Segmentirung des Abdomens schließt sich bei Lepisma an das von mir für Orthopteren entworfene Schema der Hinterleibsgliederung an (95).

Bezüglich der Deutung der ersten zehn Abdominalsegmente eines Lepismaembryo kann ein Zweifel natürlich nicht bestehen. Wie erwähnt kommen sie allerdings erst verhältnismäßig spät zur Entwicklung. Letzteres veranschaulicht Fig. 4, welche ferner erkennen lässt, dass das Hinterende des Abdomens bei Lepisma nicht wie bei Phyllodromia, Gryllus und anderen Orthopteren in zwei Schwanzlappen ausgeht, sondern dass von letzteren drei vorhanden sind. In diesen Schwanzlappen ist im Wesentlichen das Material für die Anhänge des elften Abdominalsegmentes, wie für diejenigen des Analsegmentes enthalten.

Für die Existenz eines zur Embryonalzeit vorkommenden elften Abdominalsegmentes spricht ganz besonders der Umstand, dass sich bei Lepisma eine kleine elfte Sternitanlage nachweisen ließ, innerhalb welcher ein selbständiges Ganglion sich entwickelt. Bei keinem Orthopter habe ich das elfte Abdominalganglion mit derselben Deutlichkeit angetroffen, wie gerade hier bei Lepisma. Noch während der Umwachsung des Dotters durch den Embryonalkörper kann man es ohne Schwierigkeit beobachten, es enthält Punktsubstanz und ist von dem zehnten Abdominalganglion mit dem es später vollkommen verschmilzt, noch wohl abgesetzt (Fig. 10).

Als die dem elften Abdominalsegmente angehörenden Gliedmaßen hat man die aus den beiden seitlichen Schwanzlappen sich entwickelnden lateralen Schwanzfäden anzusehen, die von Anfang an nach hinten gewendet sind.

Eine ganz entsprechende Lage pflegen auch die Cerci der Orthopterenembryonen einzunehmen, die gleichfalls nach hinten auswachsen, wobei natürlich in Folge der caudalen Einkrümmung des Abdominalendes die distalen Spitzen der Cerci nach dem Kopfe des Embryo gewendet erscheinen. Eine solche Stellung der Cerci erhält sich bei den Orthopteren selbst noch in denjenigen Fällen, in welchen, wie z. B. beim Gryllotalpaembryo, eine eigentliche Caudalkrümmung fehlt.

An der Homologie der lateralen Schwanzfäden von Lepisma mit den Cerci der Orthopteren, die gleichfalls aus dem elften Abdominalsegmente hervorgehen, kann kein Zweifel herrschen, und es kann weiterhin nicht fraglich sein, dass, ganz wie bei den Orthopteren, so auch bei Lepisma die Cerci abdominalen Extremitätenanlagen entsprechen. Die nach hinten gewendete Stellung der betreffenden Anhänge kann gerade als Hinweis auf ihre Extremitätennatur angesehen werden, denn die Thorax- und Kopfgliedmaßen (Antennen) schlagen ursprünglich ausnahmslos eine entsprechende Wachsthumsrichtung ein, die selbst bei den vorderen abdominalen Gliedmaßenanlagen trotz der Kürze derselben nachweisbar ist.

Wenn bei Lepisma sich die Cerci von vorn herein sogleich aus zwei am Hinterende des Körpers vorhandenen Schwanzlappen differenziren, so ist dieser Entwicklungsmodus wohl zweifellos als ein bereits etwas modificirter zu betrachten. Die starke Ausbildung, vor Allem die relativ sehr bedeutende Länge, welche die Cerci bereits während des Embryonallebens von Lepisma erlangen müssen, hat jedenfalls die Veranlassung dazu gegeben, dass das Bildungsmaterial schon frühzeitig in Form zweier nach hinten gewendeter Schwanzlappen zur Absonderung gelangt.

Aus demselben Grunde wird auch das Auftreten eines mittleren dorsalen Schwanzlappens verständlich. Er enthält hauptsächlich das Bildungsmaterial für die mediane Schwanzborste, welche, wie schon oben gesagt, einem stark nach hinten ausgedehnten elften Abdominaltergit homolog ist.

Da das letztere den Orthopteren vollständig fehlt, und es auch entwicklungsgeschichtlich beim Embryo nicht mehr nachzuweisen ist, so erklärt es sich, dass die Orthopterenkeimstreifen nicht im Besitze eines dorsalen Schwanzlappens sind. Ein solcher kommt dagegen in ganz ähnlicher Weise wie bei Lepisma auch bei Ephemeriden und Odonaten zur Ausbildung. Dass die aus ihm sich entwickelnde Platte thatsächlich einem elften Tergite des Hinterleibes entspricht, lässt sich besonders bei jungen Libellenlarven mit Deutlichkeit erkennen, wie ich in einer früheren Arbeit (96b) bereits eingehender dargelegt habe.

Vergleicht man die Entwicklung des elften Tergites mit derjenigen der vorhergehenden abdominalen Rückenplatten, so ist sowohl bei Lepisma wie übrigens auch bei den Odonaten ein geringfügiger Unterschied zu bemerken.

Während nämlich die Tergite der einzelnen Körpersegmente in der Regel aus einer medianen Verschmelzung zweier ursprünglich lateral gelegenen Stücke hervorgehen, so wird das elfte Tergum von Anfang an als Ganzes angelegt. Dieser Umstand ist indessen wohl kaum von besonderer morphologischer Bedeutung, hängt vielmehr, ähnlich wie wir dies bei den Cerci sehen, nur mit der frühzeitigen Größenzunahme des betreffenden Segmentstückes zusammen.

Aus den drei Schwanzlappen gehen bei Lepisma nun aber nicht allein die drei hinteren Schwanzfäden hervor, sondern es entstehen außerdem noch in der Umgebung der Afteröffnung drei kleine Laminae anales. Die Bildung derselben vollzieht sich in entsprechender Weise wie bei den Orthopteren und Odonaten. Die Afterklappen stellen, wie ich schon in früheren Arbeiten (95, 96b) aus einander gesetzt habe, die Bestandtheile eines Analsegmentes dar.

Als Analsegment oder Telson ist bei den Insekten wie bei anderen Arthropoden der gliedmaßenlose, aftertragende Endabschnitt des Körpers aufzufassen. Da bei Lepisma das elfte Abdominalsegment durch eine selbständige Ganglionanlage, durch zwei Extremitäten (Cerci), sowie Anlagen von einer Rücken- und Bauchplatte noch als typisches Körpersegment sich dokumentirt, so bleibt nichts Anderes übrig, als in den hinter dem elften Sternit entstehenden Laminae anales die Reste des bei den Insekten in Rückbildung begriffenen Telson zu erblicken.

Die Gründe für die Verkümmerung, welche das gliedmaßenlose Endsegment bei den Insekten im Allgemeinen sehr deutlich erkennen lässt, sind wohl darin zu erblicken, dass bei diesen Arthropoden die Maximalzahl der Körpersegmente präcisirt worden ist. Die vor dem Afterstück gelegenen und bei den Myriopoden meist noch thätige Knospungszone stellte bei den Insekten ihre Thätigkeit ein, und es konnten nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei keine neuen Segmente mehr producirt werden. Nachdem aber die Bildungsfähigkeit in der betreffenden Zone einmal erloschen war, wurde auch die Abgliederung eines hinter ihr folgenden selbständigen Analsegmentes bedeutungslos.

Des besseren Verständnisses halber habe ich hier nochmals in Kürze die Körpersegmentirung der Lepismaembryonen rekapitulirt. Ich habe noch hinzuzufügen, dass im weiteren Entwicklungsverlauf das zehnte und elfte Sternum zu Grunde gehen, wodurch die Laminae subanales um so mehr an Zuwachs gewinnen, und es wird ohne Weiteres die Segmentirung eines ausgebildeten Lepisma verständlich werden.

Der Hauptpunkt, in welchem ich in der Beurtheilung der einzelnen Körperabschnitte von früheren Autoren abweiche, besteht — abgesehen von der Zählung der Segmente — in der Deutung des mittleren Schwanzfadens.

Hinsichtlich des letzteren sind bisher zwei verschiedene Ansichten vertreten worden, von welchen die eine von Haase (89), die andere von Grassi (88) vertreten wurde.

Nach Haase sollte der mittlere Schwanzfaden der Machiliden und Lepismiden der verlängerten Afterdecke oder Lamina supraanalis homolog sein. Dass Letzteres indessen nicht zutreffend sein kann, ergiebt sich ohne Weiteres aus der Thatsache, dass außer dem mittleren Schwanzfaden auch noch eine selbständige Lamina supraanalis sich vorfindet, wie dies beispielsweise bei Lepisma saccharina, bei Machilis u. a. der Fall ist.

Die Meinung von Grassi ist eine durchaus abweichende. Sie geht dahin, dass wir in dem mittleren Schwanzfaden die direkte Verlängerung des gesammten Abdomens zu betrachten haben. Das Insektenabdomen solle ursprünglich aus einer größeren Anzahl von

Segmenten als jetzt bestanden haben. Die hinteren derselben würden im Laufe der Zeit rudimentär geworden sein, und ihre Überreste sich nur gelegentlich noch in Gestalt eines mittleren Schwanzfadens erhalten haben.

Gegen diese Auffassung ist vor Allem geltend zu machen, dass der After an der Basis des Schwanzfadens resp. hinter demselben sich vorfindet. Bei allen Arthropoden wird das Endsegment durch die Lage der Afteröffnung gekennzeichnet. Wäre nun die Grassische Annahme richtig, so müsste der After gerade an der Spitze des Schwanzfadens gelegen sein, was bekanntlich niemals der Fall ist. Ein weiterer Einwand ergiebt sich aus der Entwicklungsgeschichte. Letztere zeigt, dass der mittlere Schwanzfaden nur ein langgestrecktes Segmentstück ist, dass aber keine rudimentären Körperabschnitte bei seinem Aufbau in Frage kommen können.

Die Körpersegmentirung, welche auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage hier für Lepisma saccharina festgestellt wurde, gelangt in sehr ähnlicher Weise auch bei anderen Thysanuren zur Ausbildung. Da es nicht schwer ist stets die entsprechenden homologen Theile wieder aufzufinden, so will ich im Interesse eines besseren Gesammtüberblickes die Abdominalgliederung einiger Hauptvertreter der verschiedenen Thysanurengruppen in Gestalt von Formeln wiederzugeben versuchen.

In dem Gebrauch der Formeln habe ich mich eng an die sehr übersichtliche, kürzlich von H. de Saussure (96) angewendete Formulirung der Körpersegmentirung angeschlossen. Die Ziffern geben die Zahl der Tergite resp. Sternite des Abdomens an. *cd* = mittlerer Schwanzfaden, *cl* = laterale Schwanzfäden oder Cerci, *lam sp*, *lam sb* = Lamina supraanalis resp. subanales.

Lepisma (primäres Verhalten).

$$\frac{1}{1}\;\frac{2}{2}\;\frac{3}{3}\;\frac{4}{4}\;\frac{5}{5}\;\frac{6}{6}\;\frac{7}{7}\;\frac{8}{8}\;\frac{9}{8}\;\frac{10}{10}\;\frac{11\;(=cd)}{11}\;cl\;\frac{lam\;sp}{lam\;sb}$$

Lepisma (Imago).

$$\frac{1}{1}\;\frac{2}{2}\;\frac{3}{3}\;\frac{4}{4}\;\frac{5}{5}\;\frac{6}{6}\;\frac{7}{7}\;\frac{8}{8}\;\frac{9,\,10}{9}\;\frac{cd}{cl}\;\frac{lam\;sp}{lam\;sb}$$

Machilis polypoda Latr.

$$\frac{1}{1}\;\frac{2}{2}\;\frac{3}{3}\;\frac{4}{4}\;\frac{5}{5}\;\frac{6}{6}\;\frac{7}{7}\;\frac{8}{8}\;\frac{9,\,10}{9}\;\frac{cd}{cl}\;\frac{lam\;sp}{lam\;sb}$$

Die Körpergliederung von Machilis bietet keine wesentlichen Unterschiede dar. Zu bemerken ist, dass die Lamina supraanalis im

Gegensatze zu Lepisma sacch., bei welchem Insekt dieselbe eine große, hinten in zwei Spitzen auslaufende Platte darstellt, bei Machilis ein etwas kleineres, zipfelförmiges Gebilde ist, das sich unter dem medianen Schwanzfaden vorfindet.

Campodea staphylina Westw.

$$\frac{1}{1}\ \frac{2}{2}\ \frac{3}{3}\ \frac{4}{4}\ \frac{5}{5}\ \frac{6}{6}\ \frac{7}{7}\ \frac{8}{8}\ \frac{9}{9}\ \frac{10}{10}\ cl\ \frac{lam\ sp}{lam\ sb}$$

Japyx solifugus Halid.

$$\frac{1}{1}\ \frac{2}{2}\ \frac{3}{3}\ \frac{4}{4}\ \frac{5}{5}\ \frac{6}{6}\ \frac{7}{7}\ \frac{8}{8}\ \frac{9}{(9)}\ \frac{10}{10}\ cl\ \frac{0}{0}$$

Japyx und Campodea weisen in so fern ein primitives Verhalten auf als bei ihnen dauernd das zehnte Abdominalsternit sich erhält. Bei Japyx sol. habe ich eigentliche Laminae anales nicht aufgefunden. Ihre Rückbildung ist offenbar durch die starke Entwicklung bedingt worden, welche die zu den Zangen gewordenen Cerci erlangt haben.

In der Rückbildung des zehnten Sternites giebt sich bei Machilis und Lepisma wohl deutlich eine Annäherung an das Verhalten der genuinen Orthopteren zu erkennen, bei denen, von einigen Ausnahmen z. B. Phasmiden abgesehen, die entsprechende Bauchplatte im imaginalen Zustande gleichfalls in der Regel vermisst wird.

Obwohl andererseits in der Ausbildung eines mittleren Schwanzfadens bei den Lepismiden und Machiliden wieder ein Anschluss an die Odonaten- und Ephemeridenlarven angebahnt wird, so dürften doch die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den echten Orthopteren und namentlich zu den Blattiden im Allgemeinen engere sein. Es verdient in dieser Hinsicht noch hervorgehoben zu werden, dass das zehnte abdominale Rückenschild von Lepisma in eine nach hinten vorspringende Platte auswächst, gerade wie dies bei vielen Blattiden der Fall ist.

Zum Schluss noch einige Worte über die Entwicklung der Styli und der Gonapophysen.

Die Bildung der ersteren weicht bei Lepisma in so fern von derjenigen bei Orthopteren ab, als sie sich nicht bereits während des Embryonallebens vollzieht, sondern erst postembryonal erfolgt. Ein ähnliches Verhalten ist durch Oudemans (89) auch für die Styli der mit Lepisma nahe verwandten Thermophila furnorum bekannt geworden, und gilt nach den Mittheilungen von Grassi (85) auch für Japyx, so dass das postembryonale Auftreten der Styli bei den Thysanuren möglicherweise das typische Verhalten darstellen dürfte.

Es hat sich bei Lepisma der Nachweis führen lassen, dass die Styli den (Thorax-) Beinen in so fern homostich sind, als sie an derselben Stelle sich entwickeln, an welcher beim Embryo die Abdominalgliedmaßen vorhanden waren. Es hat sich ferner gezeigt, dass die Styli von Lepisma auch aus dem entsprechenden Bildungsmaterial wie die Extremitäten entstehen, und es ergiebt sich hiermit, dass bei Lepisma der Unterschied in der Bildung der Styli im Vergleich zu den Orthopteren nicht als principieller, sondern nur als ein gradueller anzusehen ist. Während bei den Locustiden, Blattiden, Grylliden u. a. die embryonalen Abdominalextremitäten direkt in den Stylus auswachsen, liefert bei Lepisma erst die zu einem Theil der Bauchplatte umgestaltete Extremität den Stylus.

Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, dass die Styli phylogenetisch ebenfalls erst nach Rückbildung der ursprünglichen lokomotorischen Abdominalbeine an den verkümmernden und sich allmählich abflachenden Rudimenten derselben entstanden sind.

Vergleicht man nun, wie dies übrigens auch schon mehrfach geschehen, den zum lateralen Theil der Bauchplatte sich umgestaltenden Extremitätenstummel mit dem Hüftstück oder der Coxa eines Beines, so hat man also den Stylus als einen (bei den Thysanuren lateralen) Fortsatz gerade dieses Coxalabschnittes zu betrachten. Hiermit dürfte sich denn auch wohl der Zusammenhang und die Beziehung des Stylus zur Extremität ergeben: der Stylus stellt einen Anhang der rudimentär gewordenen Extremität dar und kann als solcher mithin noch als Überrest eines Abdominalbeines betrachtet werden.

Möglicherweise dürften auch die Coxalanhänge der den Diplopoden nahe stehenden Scolopendrella in ähnlicher Weise zu beurtheilen sein. Wenn ich die den Styli der Insekten gegebene Deutung, in Übereinstimmung mit meinen früheren Ergebnissen an Orthopteren (96), vorläufig als die wahrscheinlichste ansehe, so ist hierbei für mich auch die Verbreitung, welche die Styli bei den Insekten zeigen, bestimmend gewesen. Styli treten gerade bei den niedersten Insektenrepräsentanten auf, wie es scheint kommen sie allen Thysanuren zu. Da sie bei letzteren im entwickelten Zustande abgegliedert sind, durch Muskeln bewegt werden können und unverkennbar noch eine höhere Organisationsstufe besitzen, als die Styli pterygoter Insekten, so deutet dies wohl ebenfalls darauf hin, dass den Styli phylogenetisch eine gewisse Wichtigkeit beizumessen ist.

Zu Gunsten dieser Auffassung spricht ferner die Entstehung der

Gonapophysen. Gerade die Bildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsanhänge bei der von mir untersuchten Thysanure zeigt recht deutlich, dass die bereits früher von mir bekämpfte, gegenwärtig allerdings wohl nur noch von VERHOEFF (95) vertretene, Ansicht, der zufolge nicht die Styli, sondern die Gonapophysen abdominalen Gliedmaßen entsprechen sollten, eine unhaltbare ist.

Weder beim Männchen noch beim Weibchen von Lepisma ließ sich während der Entwicklung der Geschlechtsanhänge irgend eine Beziehung derselben zu den embryonalen Gliedmaßenanlagen des Abdomens nachweisen. Die Genitalanhänge entstehen nicht an den Stellen, an welchen die Extremitätenhöcker vorhanden waren, d. h. sie entwickeln sich niemals wie die Styli in den Lateraltheilen der abdominalen Sternite, sondern treten vielmehr unmittelbar zu den Seiten der Medianlinie auf. Dort entwickeln sie sich, sobald die bezügliche achte und neunte Bauchplatte eine mediane Spaltung gewinnt, und zwar entstehen sie aus Wucherungen, welche Anfangs an der (dorsalen) Innenseite der Segmentplatten gelegen sind. Beim Männchen liegen sogar die Gonapophysen (Fig. III *Par*) dauernd an der Innenseite des gespaltenen neunten Sternites.

Die Bildungsweise sowie die spätere Lage der Geschlechtsanhänge dürfte klar erkennen lassen, dass eine Homologie zwischen Gonapophysen und Extremitäten bei Lepisma eben so wenig wie bei höheren Insekten vorhanden ist.

Berlin, im Januar 1897.

Litteraturverzeichnis.

F. BRAUER (85), Systematisch-zoologische Studien. Sitz.-Berichte Akad. Wiss. Wien. Bd. XCI. 1885.

H. BURMEISTER (39), Handbuch der Entomologie. Bd. II. Berlin 1839.

N. CHOLODKOWSKY (91), Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Tom XXXVIII. 1891.

B. GRASSI (85), I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. L'Japyx e la Campodea. Atti Accad. Gioenia Scienze Naturali in Catania (3) Vol. XIX. 1885.

Derselbe (87), Altre ricerche sui Tisanuri. Memoria VI. 1887.

Derselbe (88), Anatomia comparata dei Tisanuri. Memoria VII. Roma 1888.

E. HAASE (89), Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.

K. Heider (89), Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889.

R. Heymons (91), Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

Derselbe (95), Die Segmentirung des Insektenkörpers. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1895.

Derselbe (95 a), Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

Derselbe (96), Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.

Derselbe (96 a), Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecta apterygota. Sitz.-Berichte Akad. Wiss. Berlin. 1896.

Derselbe (96 b), Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin. 1896.

A. Korotneff (85), Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

V. Lemoine (82), Recherches sur le développement des Podurelles. Ass. Franç. pour l'avancement des Sciences. Congrès de la Rochelle. 1882.

J. T. Oudemans (88), Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. Amsterdam 1888.

Derselbe (89), Über die Abdominalanhänge einer Lepismide (Thermophila furnorum Rovelli). Zool. Anzeiger Nr. 311. 1889.

H. de Saussure (96), Note supplémentaire sur le genre Hemimerus. Revue Suisse de Zoologie. Tom IV. Genève 1896.

W. N. Uljanin (75), Sur le développement des Podurelles. Archives zool. expér. 1875, 1876.

C. Verhoeff (95), Cerci und Styli der Tracheaten. Entomolog. Nachrichten. Jahrg. 21. 1895.

W. M. Wheeler (93), A contribution to Insect Embryology. Journ. of Morphology. Vol. VIII. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

Abd, hinterer, noch unsegmentirter Abdominalabschnitt;

abs_{1-10}, Abdominalsegment (erstes bis zehntes);

abx_{1-10}, Abdominalextremität (erste bis zehnte);

abxd, distaler Abschnitt der ersten Abdominalextremität;

am, Amnion;

amhl, Amnionhöhle;

amp, Amnionporus;

Ant, Antenne;

blz, Blutzellen;

C, Rückengefäß (Herz);

cerc, Cerci (laterale Schwanzfäden);

cd, mittlerer Schwanzfaden;

cox, Hüftstück (Coxa);

crypt, Crypten des Intestinum;

D, Eidotter;

Dc, Deuterocephalum (Ganglion des Antennensegmentes);

Deut, Rumpfabschnitt der Embryonalanlage;

dk, Dotterkern;

Ed, Enddarm (Proctodäum);

ek, Ektoderm;

Ez, Eizahn;
fk, Fettkörpergewebe;
ggl.ab, Abdominalganglion (erstes bis elftes);
ggl.fr, Frontalganglion;
ggl.op, Ganglion opticum;
ggl.th$_{1-3}$, Thoraxganglion (erstes bis drittes);
ggl.spl, Eingeweideganglion;
Gh, Gehirn;
ggr, vordere Grenzlamelle;
gz, Genitalzelle;
Hyp, Hypopharynx;
hyp$_{8-9}$, Hypodermisverdickung am Hinterrande des achten bezw. neunten Abdominalsternites;
Lab, Labium (zweites Maxillenpaar);
lam.sub, Laminae (Valvulae) subanales;
lam.sup, Lamina supraanalis;
lob.mx, Ladentheile der Maxillen;
Md, Mandibel;
mdl, Mitteldarm (Intestinum);
mes, Mesoderm;
msk, Muskel;
nbl, Neuroblasten;
Neur, Neuralrinne;
O, Mund;
Ob, Oberlippe;
ovd, Oviduct;
palp.mx$_{1-2}$, Taster der ersten, bezw. zweiten Maxille;
Prc, Protencephalum;
Prot, vorderer Abschnitt der Embryonalanlage;
ser, Serosa;
Sld, medianer Schwanzlappen;
Sll, lateraler Schwanzlappen;
St$_{1-11}$, Stigmenanlage (erste bis elfte);
Stern$_{1-11}$, abdominales Sternit (erstes bis elftes);
Term, Endampulle des Genitalganges
Trc, Tritencephalum (Ganglion des Vorkiefersegmentes);
Thx, Thoraxgliedmaße;
us, Cölomsäckchen;
vdf, Vas deferens;
vlm, ventraler Längsmuskel.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch die hintere Partie eines Lepismaeies nach Anlage des Keimstreifens. Der letztere ist in den Dotter eingekrümmt. Rechts befindet sich das Vorderende des Körpers mit den beiden Kopflappen (*Prc*); links das Hinterende. Die Ventralseite des Keimstreifens ist gegen die Amnionhöhle (*amhl*) gewendet, welche bis zum Amnionporus (*amp*) reicht. Am Vorderende des Körpers sind schon Cölomsäckchen entstanden, am Hinterende ist das Mesoderm noch ungetheilt und es haben sich dort einige Paracyten abgelöst. Vergr. 116.

Fig. 2. Junge Embryonalanlage. Die Seitentheile derselben sind emporgewölbt, die mittlere (dunkler gehaltene) Partie ist ausgehöhlt. An den Seiten des Embryonalkörpers ist die Mesodermschicht (*mes*) sichtbar. Hinten die Genitalzellen (*gz*). Vergr. 185.

Fig. 3. Transversalschnitt durch einen Embryo nach dem Austritt aus der Amnionhöhle. Es ist das erste Abdominalsegment mit seinen Extremitäten getroffen, sowie (darüber befindlich) das Körperende mit den Schwanzlappen und die dritte Thoraxextremität (*Thx*$_3$). Vergr. 195.

Fig. 4. Hinteres Abdominalende mit den drei Schwanzlappen. Die Segmentirung ist noch nicht beendet, sondern erst bis zum sechsten Abdominalsegment, welches mit seinen Extremitätenanlagen (*abx*$_6$) sichtbar ist, fortgeschritten. Vergr. 145.

Fig. 5. Transversalschnitt durch die mittlere Partie einer, ungefähr mit der in Fig. 2 dargestellten, gleichalterigen Embryonalanlage. Vergr. 145.

Fig. 6. Transversalschnitt durch das siebente Abdominalsegment einer jungen Lepismalarve. Im Mitteldarm, an welchem außen eine dünne Muskelschicht zu erkennen ist, sind die Krypten (*crypt*) entstanden, zwischen ihnen die noch mit Dotterelementen angefüllten Dotterzellen. Vergr. 145.

Fig. 7. Amnionporus eines Lepismaeies von der Außenseite betrachtet. Annähernd dasselbe Stadium wie in Fig. 12. Die Grenzen der Serosazellen waren an dem Präparate nicht deutlich und sind desshalb fortgelassen.

Fig. 8. Hinterende eines Keimstreifens. Ventralansicht. Die Segmentirung ist beendet. Man erkennt die schmale Bauchplatte ($Stern_{11}$) im elften Abdominalsegment. Vergr. 150.

Fig. 9. Hinterende einer jungen, kürzlich ausgeschlüpften weiblichen Larve, von der Ventralseite betrachtet. Am Hinterrande des siebenten Abdominalsegmentes setzen sich die in erweiterte Endampullen übergehenden Oviducte an die Hypodermis an. Vergr. 95.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch einen Embryo nach dem Austritt aus der Amnionhöhle. Es sind elf Abdominalganglien an dem in ganzer Länge getroffenen Bauchmark erkennbar. Vergr. 85.

Fig. 11. Hinterende einer jungen, kürzlich ausgeschlüpften männlichen Larve, von der Ventralseite betrachtet. Die Vasa deferentia setzen sich an den Hinterrand des neunten Abdominalsternites an. In demselben Segmente befindet sich eine Stigmenanlage (St_{11}). Vergr. 90.

Tafel XXX.

Fig. 12. Ei mit Amnionporus und im Dotter befindlichen Keimstreifen. Vergr. 43.

Fig. 13. Ei, dessen Embryo bereits den Nahrungsdotter zu umwachsen beginnt. Die Serosa hat sich am Vorderende zusammengezogen. Die Kerne, welche zwischen ihr und dem Embryo an der Dotterfläche sichtbar sind, gehören theils den oberflächlich liegenden Amnionzellen, theils Dotterzellen an. Vergr. 65.

Fig. 14. Junge Larve von Lepisma, an deren Vorderende noch der Eizahn (*Ez*) sichtbar ist. Ventralansicht. Der Mitteldarm ist mit Dotter gefüllt. In der Medianlinie tritt die Bauchganglienkette hervor. Vergr. 70.

Fig. 15. Lepismaei unmittelbar nach dem Aufbruch der Amnionhöhle. Die Serosa (*ser*) zieht sich zurück. Der Embryo erscheint an der Oberfläche, sein Hinterende ist in den Dotter eingesenkt, welcher zwischen Körper und dem Rande der Serosa vom (nicht dargestellten) Amnion bedeckt wird. Vergr. 68.

Fig. 16. Ei mit Amnionporus und Keimstreifen. Jüngeres Stadium als in Fig. 12. Vergr. 45.

Fig. 17. Keimstreifen nach Beendigung der Körpersegmentirung. Vergrößerung 125.

Fig. 18. Nahezu fertig ausgebildeter Embryo. Die Stigmenanlagen sind vom Mesothorakal- bis zum neunten Abdominalsegment sichtbar. Vergr. 63.

Fig. 19. Etwas älteres Ei als in Fig. 13. Die Serosa hat sich zu einem kleinen Säckchen umgestaltet, welches in den Dotter einsinkt. Vergr. 65.

Fig. 20. Vorderende eines Keimstreifens nach Ausbildung der Kopfsegmente. Vergr. 116.

Beiträge zur Kenntnis der Mollusken.

III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate.

Von

Johannes Thiele

(Göttingen).

Mit Tafel XXXI und XXXII.

Aus dem letzten Jahrzehnt liegt eine Reihe von Arbeiten vor, die sich mehr oder weniger eingehend mit der Beschreibung gewisser Hautdrüsen von Mollusken beschäftigen, namentlich die von CARRIÈRE[1] und HOUSSAY[2] über die Fußdrüsen von Gastropoden, von CARRIÈRE[3] und BARROIS[4] über den Byssusapparat der Lamellibranchien, von BERNARD[5] über die Manteldrüsen von Prosobranchien; in diesen Arbeiten sind die charakteristischen Merkmale dieser Drüsen zumeist ganz richtig angegeben worden, daher muss es auffällig erscheinen, dass einige Schriftsteller, unter denen ich BÉLA HALLER nenne, der mit einer Reihe anspruchsvoller Arbeiten hervorgetreten ist, über das Wesen der Hautdrüsen von Mollusken im Unklaren geblieben sind. So bringt dieser Autor[6] Beschreibungen von »Drüsenschläuchen« am Mantelrande von Lottia und in der Körperwand von

---

[1] Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XXI.

[2] Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Arch. Zool. exp. gén. II, 2.

[3] Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V.

[4] Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. (Lille.)

[5] Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. VII, 9.

[6] Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken unter einander.

Nacella, sowie eines »drüsenähnlichen« — in Wirklichkeit jedenfalls drüsigen — Epithels über den Kiemengefäßen von Cemoria. Einige ähnliche Angaben von Rawitz habe ich schon früher[1] berichtigt; in dieser bezeichneten Arbeit habe ich den Mantelrand einer Reihe von Mollusken beschrieben und gedenke daher die dort gelegenen Drüsen gegenwärtig zu übergehen.

Wie hauptsächlich Carrière und Bernard betont haben, bestehen die drüsigen Epithelien von Mollusken immer aus einem Fachwerk von Stützzellen und darin steckenden secernirenden Elementen, verschieden ist nur das Verhältnis der Länge von Stütz- und Drüsenzellen, indem die letzteren entweder von gleicher Ausdehnung sind wie die ersteren, oder diese mehr oder weniger bedeutend an Länge übertreffen, wodurch sie gezwungen sind, sich in das tiefere Gewebe einzusenken. Drüsiges Epithel, das nur aus gleichartigen secernirenden Zellen besteht, oder allein von drüsigen Elementen ausgekleidete Schläuche giebt es in der Haut von Mollusken nicht. Mit dem vorliegenden Aufsatze beabsichtige ich, theils das an einer Reihe von Beispielen zu erhärten, theils — und hauptsächlich — die phyletisch ältesten Formen der beiden wichtigsten Drüsenbildungen in der Haut der Mollusken, der Fußdrüsen und der sog. Hypobranchialdrüsen, vergleichend zu betrachten, da gerade diese weniger als die höheren Formen beschrieben sind, obwohl nur bei ihrer Berücksichtigung Vergleiche, wie der zwischen den Fußdrüsen von Gastropoden und dem Byssusapparat von Lamellibranchien, einen sicheren Boden erhalten.

Über die primitivsten Formen der Fußdrüsen habe ich vor einiger Zeit eine vorläufige Mittheilung gemacht[2]. Was ich darin über den Byssusapparat von Arca angegeben habe, ist kürzlich von Boutan[3] im Wesentlichen bestätigt worden.

Nach der Natur des Sekretes kann man die Hautdrüsen in zwei Gruppen theilen: muköse und visköse. Jenen dürfte in der Regel die Aufgabe zufallen, durch ihr schlüpfriges Sekret das Epithel vor Beschädigungen durch Reibung zu schützen, worauf ihre Lage meist ziemlich sicher hinweist; sie bilden daher in physiologischer Hinsicht ein gewisses Äquivalent für Cuticularbildungen, durch welche sonst meist Reibung unschädlich gemacht wird. Die Funktion der viskösen Drüsen ist nicht so leicht und einfach festzustellen; RAWITZ glaubt sie als Giftdrüsen in Anspruch nehmen zu können, was aber für zahlreiche Fälle sicher unrichtig ist. Die visköse Sohlendrüse erzeugt einen zähen, wahrscheinlich klebrigen Schleim, der allmählich zu einer festen Masse erstarren kann, wie denn auch bei der Schalenerzeugung ähnliche Drüsen eine Rolle spielen können, wie ich es von Arca beschrieben habe. Die Bedeutung der viskösen Hypobranchialdrüsen ist noch ganz unklar, man könnte an eine Beziehung zu den Geschlechtsorganen denken, wie HALLER ausspricht, aber welcher Art diese Beziehung sein könnte, wird sich bisher kaum sagen lassen. In manchen Fällen zeigt das Sekret der Hypobranchialdrüse Purpurfärbung (Janthina, Purpurschnecken), und so mögen auch die Farbdrüsen von Pulmonaten zu dieser Drüsenart gehören.

---

[1] Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. Diese Zeitschr. Bd. LV.

[2] Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier. Verhandl. zool. Ges. 1892.

[3] Recherches sur le byssus des Lamellibranches. Arch. Zool. III. 3.

SIMROTH hat einmal geäußert[1]: »Nach den Erfahrungen an Pulmonaten ist es nicht wohl angängig, Pigmente und Hautsekrete zu trennen«; wenn das natürlich für die erwähnten Farbdrüsen zutrifft, so kann man diesem Satze doch nicht ohne Einschränkung beistimmen, denn es giebt bei Mollusken eben so wie bei vielen anderen Thieren noch eine andere Art von Pigmenten, die mesodermalen Ursprungs sind, oft nichts Anderes als Chloragogenzellen, welche mit Hautdrüsen nichts zu schaffen haben, man muss hier wie auch sonst scharf zwischen ektodermalen und mesodermalen Pigmenten unterscheiden. Freilich sind wiederholt Stimmen laut geworden, die für mesodermale Entstehung von Hautdrüsen eingetreten sind, wie BROCK[2] u. A., doch dürfte deren Annahme, dass die Sekretionszellen nach einmaliger Thätigkeit regelmäßig zu Grunde gehen, heute als irrig zu bezeichnen sein; es spricht Mancherlei gegen eine solche Annahme, so fehlen häufig solche Elemente im Bindegewebe, wie sie bei Pulmonaten als Übergänge zu Drüsenzellen gedeutet worden sind.

Was das Verhalten der beiden Drüsenarten gegen die Farbstoffe anlangt, so ist dasselbe bei der Homologisirung der Drüsenkomplexe mit einiger Vorsicht anzuwenden, da homologe Drüsen in meinen Präparaten konstant verschiedene Färbung zeigen können, namentlich ist das bei der Lippendrüse von Prosobranchien der Fall, deren Sekret bei Anwendung von Doppelfärbungen mit Boraxkarmin und Methylenblau oder mit Hämatoxylin und Eosin häufig ausgesprochen roth tingirt ist, während muköse Drüsen im Allgemeinen eine typische Blaufärbung annehmen.

---

[1] Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova Acta Leop. Car. LIV, p. 64 Anm.

[2] Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. p. 385/6.

Der Hautdrüsen der »Amphineuren« sei mit wenig Worten gedacht. Die Solenogastres haben außer zerstreuten Drüsenzellen, die bald im Epithel, bald darunter liegen, mächtige subepitheliale Drüsenmassen, welche in die mediane Rinne der Unterseite ausmünden. Diese lassen bei Neomenia eine vordere muköse Drüse von der übrigen Drüsenmasse, die zwischen mehreren Längsfalten ausmündet, unterscheiden. Jene wird vermuthlich als Homologon der Lippendrüse von Gastropoden, diese als ein solches der Sohlendrüse gelten dürfen.

Bei Chitoniden sind in der Regel epitheliale Drüsenzellen anzutreffen, solche sind besonders im vorderen Theile der Fußsohle verbreitet, nur ausnahmsweise rücken sie in das muskulöse Gewebe hinein, wie ich bei Trachydermon marginatus beobachtet habe. Epithelial sind auch die Sekretzellen in jenen eigenthümlichen Streifen am Fuße und in der Kiemenhöhle, die hauptsächlich von BLUMRICH[1] beschrieben sind; Homologa dieser Streifen sind bei Mollusken sonst schwerlich irgendwo vorhanden.

Über die Hautdrüsen von Cephalopoden habe ich selbst keine Erfahrungen, doch ersehe ich aus der Litteratur, dass dieselben nicht wesentlich anders beschaffen sind als in den anderen Klassen. Ich erwähne nur die Abbildung von GIROD[2] vom drüsigen Epithel der Saugnäpfe von Sepia officinalis und hauptsächlich die Abhandlung von JATTA[3], in welcher dieser Zoologe ausführlich nachweist, dass das »Trichterorgan« eine muköse Drüse ist, aus Drüsenzellen und Stützzellen zusammengesetzt. Wenn JATTA meint, dass diese Drüse einer der Fußdrüsen anderer Mollusken homolog sein dürfte, so stimme ich ihm vollkommen bei, und wenn die Drüse wirklich von muköser Art ist, so wird nach der Beschaffenheit des Sekretes nur die Lippendrüse von Prosobranchien zum Vergleich herangezogen werden können. Die sog. Nidamentaldrüsen in der Mantelhöhle von Cephalopoden dürften den »Hypobranchialdrüsen« anderer Mollusken homolog sein.

---

[1] Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. LII.

[2] Recherches sur la peau des Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gén. II, 2. Taf. XX, Fig. 16.

[3] Sopra l'organo dell' imbuto nei Cefalopodi. Boll. Soc. Naturalisti Napoli. I, 7.

Von größter Wichtigkeit ist das Verhalten der Hautdrüsen bei den ältesten Gastropoden, von denen ich namentlich Haliotis tuberculata untersucht habe. Die Haut zeigt da, wo sie frei sichtbar ist, besonders seitlich am Fuße und am Epipodium eine charakteristische Furchenskulptur. Es erheben sich größere und kleinere unregelmäßig geformte Papillen, die von pigmentirten Furchen scharf umgrenzt sind; am Kopfe sind die Furchen quer und auf der Kopffalte senkrecht dazu gerichtet, ohne Papillen zu bilden. Unter jeder Papille nähert sich in der Regel eine Blutlakune der Oberfläche. Schnitte zeigen außerdem, dass im Gegensatz zu der Pigmenteinlagerung in den Furchen im Epithel jeder Papille eine Menge rundlicher Drüsenzellen enthalten ist (Fig. 1)[1].

Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass jene unregelmäßig geformten und verzweigten Fortsätze auf dem Rande des Epipodiums, welche für Haliotis charakteristisch sind, nicht anders als durch Weiterbildung der Hautwarzen entstanden sind. Diesen Gebilden kann gar wohl respiratorische Bedeutung zukommen.

Eben solche Drüsenzellen, wie in den Papillen, sind überall in der Haut zerstreut (Fig. 3) und je nach der Höhe des Epithels von etwas verschiedener Form, so finden sich ziemlich langgezogene und dünne in den Cirren, welche die Tentakel am Epipodium, Kopfe und Mantel dicht besetzen, und die vermuthlich auch nichts weiter als modificirte Hautwarzen darstellen, deren abweichende Form hauptsächlich durch die Höhe des Epithels zu Stande kommt; am distalen Ende der Tentakel sind diese Cirren bedeutend höher als gegen das proximale Ende, wo sie noch mehr den Hautpapillen ähnlich geblieben sind. So scheinen mir diese Papillen von Haliotis Bildungen von hoher morphologischer Bedeutung zu sein.

---

[1] SIMROTH hat (Ber. naturf. Ges. Leipzig 1893/94) von einem Chitoniden — »es ist Acanthopleura spinigera Sow. oder eine ihr nahestehende, vielleicht neue Species« — von den Tenimber-Inseln eine Furchenskulptur »auf dem Kopflappen und an den Seiten des Fußes« erwähnt und glaubt, dass diese Eigenthümlichkeit »nur durch den Einfluss der freien Atmosphäre entstanden sein kann«, da sie sich ähnlich bei Landpulmonaten wiederfindet. Da SIMROTH mir einige Exemplare, die zu derselben Art gehören dürften, abgegeben hat, so bin ich zwar in der Lage, das Vorhandensein von Furchen auf der Kopffalte zu bestätigen, indessen sei berichtigend bemerkt, dass es sich um Acanthopleura spinosa Brug. handelt, und hauptsächlich sei darauf hingewiesen, dass eine typische Furchenskulptur, wie ich oben ausgeführt habe, bei Haliotis und nach DALL bei Pleurotomaria, also bei den ältesten lebenden Gastropoden-Gattungen vorkommt, die nichts weniger als Landthiere sind; auch bei manchen Trochiden und bei Litorina findet sich eine ähnliche Hautskulptur.

Die größte Anhäufung von epithelialen Hautdrüsenzellen, die in nichts von den übrigen verschieden sind, findet sich in der Fußsohle. Das Epithel ist hier von ziemlich bedeutender Höhe, und in ihm liegen dichtgedrängt die schmalen, langgezogenen, körnigen Drüsenzellen (Fig. 2), die von derselben Länge wie die Epithelzellen und deutlich rothgefärbt sind.

Ihre Gesammtheit bezeichne ich als Sohlendrüse, deren Bedeutung bei der schwerfälligen Haliotis darin bestehen dürfte, mit ihrem klebrigen Sekret bei Anheftung des Fußes am Boden die Muskulatur wirksam zu unterstützen.

In den seitlichen Theilen der Sohle finde ich einige Sekretzellen, welche von den Bestandtheilen der Sohlendrüse durch ihre rundliche Form verschieden sind, und etwas verschiedene Färbung zeigen, besonders sind sie in einem mit Bismarckbraun behandelten Präparat deutlich von diesem gefärbt, daher wahrscheinlich von muköser Art.

Bei dem jungen Exemplar, das ich in eine Querschnittserie zerlegt habe, fand ich ganz vorn im Fuße eine kurze Längsrinne, die im Grunde eine halbmondförmige Erweiterung zeigt. Diese läuft nach hinten in ein kleines Blindsäckchen aus und sie ist von ziemlich großen, rundlichen subepithelialen Drüsenzellen umgeben (Fig. 4). Diese ziemlich auffällige Bildung bezeichne ich als vordere Fußdrüse. Eine solche habe ich weder bei einer anderen Haliotis-Art (varia L.), noch bei irgend einem anderen Gastropoden wiedergefunden, so dass dieselbe ein Erbtheil zu sein scheint, das in der Gastropodenklasse rückgebildet worden ist.

Bei Haliotis tuberculata bin ich über die Lippendrüse nicht recht ins Klare gekommen, sie scheint hier ziemlich schwach entwickelt zu sein, auch bei Haliotis varia war es mir im Anfange zweifelhaft, was eine unter dem Epithel gelegene zellige Masse bedeutete, da sie eine gewisse Ähnlichkeit mit gangliösen Zellen, wie ich sie bei Gastropoden in manchen Fällen gesehen habe, zeigte, bei genauerem Zusehen habe ich mich aber doch überzeugt, dass die fraglichen Elemente Drüsenzellen sind. Dieselben bilden eine Lage etwa von der doppelten Höhe des Epithels, ihre Zellkörper sind ziemlich klein und zeigen keine ausgesprochene Farbenreaktion.

Ihre Ausführungsgänge bilden unmittelbar unter dem Epithel größere Räume, die aber in meinen Schnitten leer zu sein scheinen. Ich halte es für zweifellos, dass diese in der Fläche sehr ausgedehnte Drüsenmasse der Lippendrüse der höheren Prosobranchien homolog ist.

Das Epithel im vorderen Theile der Sohle zeigt durchweg Kerne in zwei Schichten, die einen basal, von ovaler Form, die anderen etwa in der Zellmitte, mehr langgestreckt; die einen gehören jedenfalls zu Sinneszellen, die mit den starken gangliösen Nerven des vorderen Fußrandes in Verbindung stehen, die anderen zu Stützzellen. Das Epithel ist demnach zugleich drüsig und ein ausgeprägtes Sinnesepithel, zu innerst liegen die Drüsenzellen im Bindegewebe, in der Epithelschicht selbst die Stützzellen und die Sinneszellen.

WEGMANN erwähnt[1] bei Haliotis eine drüsige Bildung, die hinten auf der Oberseite des Fußes liege; es ist dort ein Spalt vorhanden, an der Stelle, wo bei verwandten Gattungen der Deckel liegt, aber das Epithel in demselben finde ich weniger drüsig als in der Umgebung, daher kann man nicht wohl von einer Drüse sprechen.

Die größten Hautdrüsen von Haliotis sind die an der Unterseite des Mantels, neben dem Enddarm und über den Kiemen gelegenen Hypobranchialdrüsen. Jederseits vom Enddarm findet sich eine dieser Drüsen (Fig. 5), die aus einem gefalteten und sehr hohen Drüsenepithel von visköser Art bestehen. Die Stützzellen haben etwa in der Mitte langspindelförmige Kerne, während die Drüsenzellen meist deutlich roth gefärbt, feinkörnig und mit hyalinen Kernen versehen sind, die je einen großen Nucleolus enthalten.

Diese Hypobranchialdrüsen hat BERNARD[2] ganz richtig und ziemlich genau beschrieben, darum ist es sehr auffällig, dass BÉLA HALLER später die falsche Angabe gemacht hat[3], dass bei Haliotis »die Hypobranchialdrüse unpaar ist«, im Gegensatz zu der paarigen von Cemoria. Wenn die rechts vom Darm gelegene auch etwas kleiner ist als die linke, so ist sie doch sehr deutlich zu erkennen und an ihrer Existenz kann kein Zweifel bestehen.

Endlich ist noch der Streifen von drüsigem Epithel zu gedenken, welche auf dem freien Rande jeder Kiemenrhachis, über dem zuführenden Blutgefäß und den Hypobranchialdrüsen gegenüber verlaufen.

---

[1] Histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. II, 2.

[2] l. c. p. 325.

[3] Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier.

Bei Fissurelliden sind die Hautdrüsen etwas höher entwickelt. Bei Emarginula elongata finde ich keine vordere Fußdrüse; die vordere muköse Drüsenzone und die hintere visköse Sohlendrüse bestehen aus subepithelialen Zellen. Hautwarzen und Papillen auf den Tentakeln sind nicht vorhanden. Hauptsächlich scheinen mir die Hypobranchialdrüsen von Interesse zu sein, da sie im Vergleich zu Haliotis bestimmt als höhere Entwicklungsstufe erscheinen. Sie sind bei Emarginula beiderseits vom Enddarm vorhanden, aber die Kieme ist in bedeutender Ausdehnung mit dem ursprünglich — wie bei Haliotis — freien Rande, unter dem das zuführende Blutgefäß verläuft, mit dem Mantel verwachsen, und zwar so, dass der Drüsenstreifen über dem Vas afferens mit der Mitte der Hypobranchialdrüse verschmilzt. So entsteht jederseits von der Kieme eine von drüsigem Epithel bekleidete Tasche (Fig. 6). Die dem Enddarm zunächst gelegene erstreckt sich nicht so weit nach hinten als die seitliche Tasche.

B. Haller beschreibt bei der nahe verwandten Cemoria[1] die paarigen Hypobranchialdrüsen, erwähnt aber nicht die Verwachsung mit den Kiemen und die Theilung jedes Sackes. Vom Epithel sagt er, dass die Zellkerne »zum größten Theile in den distalen Zellenden und nur einzelne basalwärts« lagern, hat also wohl auch hier nicht die Stützzellen von den Drüsenzellen unterschieden, denn die distalen Kerne sind jedenfalls zu den ersteren, die basalen zu den letzteren gehörig.

Von bedeutendem Interesse sind die Verhältnisse bei den Trochiden, weil diese die Übergangsformen zu den höheren Prosobranchien darstellen; von ihnen habe ich die Hautdrüsen von Gibbula cineraria und die Fußdrüsen von Zizyphinus untersucht.

Die bei Haliotis tuberculata beschriebene vordere Fußdrüse dürfte hier rückgebildet sein; ich habe bei beiden Arten vorn eine entsprechende mediane Rinne (Fig. 9), die nach hinten blind endigt, gefunden, aber keine besonderen Drüsen wahrgenommen, die in sie ausmünden. Zizyphinus hat eine stark entwickelte Lippendrüse (Fig. 9 *gma*), die in eine tiefe, dem Vorderrande des Fußes entlang verlaufende Rinne ausmündet. Der den Kern enthaltende Körper jeder Zelle ist klein, oval, oft von grob schaumartigem Aussehen, zum Theil ziemlich weit von der Oberfläche entfernt, der Ausführungsgang gewöhnlich nicht in ganzer Länge erkennbar, doch haben sich dieselben unter und zwischen den Epithelzellen zu Haufen vereinigt, und hier sieht man auffälliger Weise bei Doppelfärbungen, dass das Sekret ausgesprochen roth tingirt ist.

---

[1] l. c. p. 95.

Während die beschriebenen Drüsenzellen in der Oberlippe der Fußrinne gelegen sind, treten in der Unterlippe die in die Fußsohle ausmündenden, gleichfalls subepithelial gelegenen Drüsenzellen auf (Fig. 9 *gv*). Diese haben einen größeren Zellkörper als die Lippendrüsenzellen und schmalere Außenenden, sie enthalten bläschenförmige Kerne und ein feinkörniges rothgefärbtes Sekret.

Als Unterschiede im Vergleich mit den Fußdrüsen von Haliotis kann man demnach bezeichnen: Rückbildung der vorderen Fußdrüse, Ausbildung der queren vorderen Fußrinne, in welche die Lippendrüse ausmündet, und Verlängerung der Zellen der Sohlendrüse, die subepithelial geworden sind. Mit den Fußdrüsen der niederen Tänioglossen dagegen zeigen die der Trochiden eine fast völlige Übereinstimmung.

In der Mantelhöhle hat sich bei Trochiden die rechts vom Enddarm gelegene Kieme rückgebildet und der Mantelspalt ist geschlossen; jedenfalls haben sich die Veränderungen in den verschiedenen Gattungen in verschiedenem Grade vollzogen und es ist mir gar nicht unwahrscheinlich, dass die ursprünglichsten Trochiden noch ein Rudiment der rechten Kieme besitzen; so finde ich es von H. v. Ihering für Livona pica angegeben, eine Form, die mir auch sonst Beziehungen zu den Zygobranchien zu zeigen scheint (Biol. Centralbl. XV, p. 230), und deren eingehende Untersuchung wichtig wäre.

Bei Gibbula cineraria finde ich die Verhältnisse folgendermaßen: Am Mantelrande im Epithel der Unterseite liegen zahlreiche rundliche Becherzellen muköser Art, die auch sonst in der Haut zerstreut sind und die auch in der medianen Rinne der Fußsohle vorkommen. Von den Bluträumen am vorderen Rande her verläuft etwa in der Medianlinie des Mantels ein Gefäß, neben dem jederseits ein drüsiger Epithelstreifen liegt (Fig. 7), der linke Streifen hört bald auf und das Gefäß vereinigt sich mit dem Vas afferens der Kieme zu einem Blutraum, der in derselben Richtung wie bisher weiterzieht, rechts von dem Drüsenstreifen begleitet. Neben dem Enddarm hört der letztere auf und getrennt von ihm erscheint links sowie rechts vom Enddarm eine deutliche Hypobranchialdrüse (Fig. 8), im Ganzen ähnlich wie bei Haliotis, nur nicht so ausgedehnt. Die Kieme verhält sich im vorderen Theile sehr ähnlich wie bei Haliotis, jedoch ist über dem Vas afferens, so weit es mit dem Mantel nicht verwachsen ist, kein deutliches Drüsenepithel wahrzunehmen; ich halte es jedoch für wahrscheinlich, dass der Drüsenstreifen an dem Mantelgefäß dem über dem Vas afferens von Haliotis homolog ist.

Auf der rechten Seite verläuft ein ähnlicher Drüsenstreifen, der gleichfalls mit der Hypobranchialdrüse nicht unmittelbar zusammenhängt, sondern mit dem Hinterende seitlich davon liegt; dieser Streifen könnte demjenigen entsprechen, der bei Haliotis das Vas afferens der rechten Kieme begleitet. Von diesem Gefäß ist kaum mehr eine Spur zu finden, dafür ist aber ein deutliches Vas efferens (Fig. 8 *dve*) vorhanden, das in einer kleinen Falte ganz am rechten Rande der Mantelhöhle verläuft und, indem es sich hinten erweitert, in den rechten Vorhof des Herzens ergießt. Durch das Vorhandensein dieses Gefäßes scheint mir das Persistiren des rechten Vorhofes erklärt zu sein. Die rechte Kieme wird hier also angedeutet durch den Drüsenstreif und das Vas efferens.

Etwas unterhalb von diesem Gefäße habe ich eine Reihe kleiner Sinneshügel (Fig. 8 *so*) wahrgenommen, etwa zehn an Zahl, die ich zunächst für eine Andeutung des Spengel'schen Organs von der verloren gegangenen Kieme hielt, doch ist es mir jetzt wahrscheinlich, dass hier ein Homologon des subpallialen Sinnesorgans vorliegt, das ich bei Zygobranchien und Patelliden kurz beschrieben habe (Biolog. Centralbl. XV, p. 222—223), denn diese Sinneshügel werden jedenfalls von dem Mantelnerv innervirt, der vom rechten Pleuralganglion entspringt.

Schließlich sei noch erwähnt, dass nach der Verwachsung des Vas afferens mit dem Mantel die obere Blättchenreihe der Kieme sich nach hinten hin allmählich rückbildet, während sich die Kiemenrhachis dem Mantel nähert und schließlich mit ihm verschmilzt, so dass hinten die gefalteten Blättchen direkt vom Mantel entspringen, wie bei Tänioglossen. Die Kieme der Trochiden ist also vorn ähnlich wie bei Zygobranchien: zweifiedrig, über dem Vas efferens mit Spengel'schem Sinnesorgan, hinten wie bei den höheren Prosobranchien, indem die Lamellen vom Mantel entspringen; daher ist der Vorgang, der zur Ausbildung der Kammkieme der Pectinibranchien geführt hat, bei Trochiden bereits eingeleitet, durch weitere Verwachsung der Rhachis mit dem Mantel ist links über dem Vas efferens das Spengel'sche Organ, rechts sind die unteren Kiemenblättchen direkt der Mantelfläche angefügt, während über dem Vas afferens ein Streifen drüsigen Epithels vorhanden zu sein pflegt; so verhält es sich urprünglich bei Tänioglossen, nur ist das SPENGEL'sche Organ links vom Vas efferens gelegen.

Bei den Tänioglossen und Stenoglossen sind sowohl die Fußdrüsen (CARRIÈRE, HOUSSAY) als auch die Mantelorgane (BERNARD) im Ganzen zur Genüge beschrieben worden, daher will ich nur kurz einige Fälle betrachten. Bei Lacuna hat die Lippendrüse wie gewöhnlich die Form eines vorderen Spaltes mit einem medianen Blindsack, der am Ende etwas nach unten umgebogen ist (in der Fig. 10 hat der Schnitt gerade das Ende dieser Umbiegung getroffen, deren Drüsenzellen unter dem Lumen des Blindsackes gelegen sind).

Die mehr oder weniger lang gestreckten Drüsenzellen liegen sehr deutlich in Gruppen bei einander, deren jede aber natürlich weder einen gemeinsamen Hohlraum noch einen von Epithel bekleideten Ausführungsgang umschließt. Die Sohlendrüse lässt in der Mitte einen breiten Streifen frei, und ist demnach nur in beiden Fußkanten entwickelt.

Bithynia tentaculata soll nach HOUSSAY (l. c., p. 277) eine gleichfalls in der Mitte unterbrochene Sohlendrüse haben, doch kann ich in einer Serie von Längsschnitten keine Unterbrechung wahrnehmen. Dieselbe stellt sich als eine Masse von ziemlich langgestreckten, dunkelblau gefärbten Drüsenzellen mit schmalen äußeren Enden dar, die man deutlich bis an die Oberfläche verfolgen kann, wo das Sekret meist ein kleines Tröpfchen bildet. Die Lippendrüse besteht aus einem vorderen Spalt ohne deutlichen Blindsack, der nur durch eine unbedeutende Erweiterung angedeutet wird, und einer durch schmale pigmentirte Bindegewebszüge durchsetzten Masse von hellen, rundlichen, in der Regel mit ziemlich großen, rundlichen, hellen Kernen und deutlichen Nucleoli versehenen Zellen. Auch bei Litorina, wo im Übrigen die Lippendrüse sehr stark entwickelt ist, ist nur ein kleiner medianer Blindsack vorhanden. Die Masse der Drüsenzellen besteht ähnlich wie bei Lacuna aus Nestern, welche den Bau einer acinösen Drüse vortäuschen; die einzelnen Zellen sind hell, mit kleinen unregelmäßig ovalen Kernen, stellenweise ist das Sekret deutlich rothgefärbt. Hier sei noch hervorgehoben, dass ich bei Litorina ähnliche pigmentirte Hautfurchen wahrgenommen habe, wie bei Haliotis tuberculata.

Die Mantelhöhle von Lacuna und Litorina ist kürzlich von PELSENEER[1] untersucht, ich will daher nur erwähnen, dass bei

---

[1] »Prosobranches« aëriens et Pulmonés branchifères. Arch. Biol. XIV.

Bithynia die Hypobranchialdrüse sehr mächtig entwickelt ist, die Kerne sind rund, hell, mit deutlichen Nucleoli versehen. In der Mantelhöhle, in den Kiemenblättchen und auch sonst in der Haut sind zahlreiche Becherzellen vorhanden.

Bei allen bisher beschriebenen Gastropoden bestehen also — wenn ich von der vorderen Fußdrüse von Haliotis absehe — die Fußdrüsen nur aus der vorderen Lippendrüse und der Sohlendrüse, die einfach in die Sohlenfläche mündet. Bei den höheren Tänioglossen tritt nun eine doppelte Weiterbildung ein, indem sich erstens in der Sohle eine besondere, meist ziemlich kleine Höhle ausbildet, in welche die herumliegenden Drüsenzellen ihr Sekret entleeren und zweitens im Epithel der Sohle sich eine dichte Masse von Becherzellen entwickelt, die auch CARRIÈRE erwähnt hat. So finde ich die Drüsen bei Velutina und so sind sie bei vielen anderen der höheren Prosobranchien beschaffen.

Es setzt sich also die ganze Entwicklungsreihe der Fußdrüse von Prosobranchien aus folgenden Faktoren zusammen: Rückbildung der vorderen Fußdrüse, Ausbildung der vorderen Fußrinne, Verlängerung der Elemente der Sohlendrüse, Entwicklung von Becherzellen im Epithel und endlich Einziehung eines Theiles der Sohle, wodurch eine circumscripte Drüse in der vorderen Hälfte des Fußes entsteht.

Bei Capulus ist die Sohlendrüse — wenigstens bei einem männlichen Exemplar — noch nicht tief eingezogen, sonst verhalten sich die Fußdrüsen so, wie ich es soeben angegeben habe. Bei dem verwandten Hipponyx wird von der der Schale gegenüberliegenden Fläche bald in fremden Molluskenschalen, an Seeigelstacheln u. dgl. eine Höhlung erzeugt, bald eine kalkige Masse secernirt. Früher wurde dieses der Schale gegenüberliegende Kalkstück als eine zweite Schale wie bei Rudisten oder Brachiopoden angesehen; neuerdings hat eine andere Anschauung Platz gegriffen, dass dieses Stück dem Gastropodendeckel homolog ist, eine Anschauung, der sowohl P. FISCHER (Manuel de Conchyliologie, p. 753) als auch HOUSSAY[1], der von diesem Erzeugnis Schliffe gemacht hat, Ausdruck gegeben haben. Beim Vergleich mit dem ohne Zweifel sehr nahe verwandten Capulus halte ich diese Auffassung für ganz unwahrscheinlich, der Deckel fehlt ja den Capuliden und sonst liegt er immer auf der Dorsalfläche des hinteren Fußendes, während das

---

[1] l. c. p. 238.

Kalkstück von Hipponyx offenbar eine ventrale Bildung ist, von der es meines Erachtens kaum zweifelhaft sein kann, dass sie von der Sohlenfläche erzeugt wird. Dass die Fußdrüsen auch gelegentlich einmal ein verkalktes Produkt liefern können, diese Annahme liegt doch gewiss nahe, und sie wird dadurch bewiesen, dass der Byssus von Anomia verkalkt ist, was ja auch früher zu vielen Irrthümern Veranlassung gegeben hat. Auch dass an der Insertionsstelle des hufeisenförmigen Schalenmuskels, — der übrigens schon an und für sich beweist, dass kein Deckel vorliegt, dessen Muskel kaum jemals eine ähnliche Form haben dürfte — die Struktur der Kalkmasse eine andere ist als in der Umgebung, ist kein Grund gegen meine Auffassung.

Sehr klar ist bei Velutina die Ausbildungsart der Manteldrüsen, wie sie sich bei höheren Prosobranchien darstellen. Es ist hier die ganze Fläche des Mantels rechts von der Kieme drüsig, während aber der den Kiemen zunächst liegende Theil und ein Streifen in der Nähe des Enddarmes (*gm*, Fig. 13) von einem hohen mukösen Epithel bekleidet werden, liegen um eine Rinne herum sehr große Drüsenzellen visköser Art mit feinkörnigem Inhalt und großen rundlichen Kernen zwischen den sehr fein ausgezogenen Stützzellen; diese Drüse (*sh*) ist die Hypobranchialdrüse.

Sehr eigenthümliche kleine Drüsen, die mir in gewisser Richtung das Extrem der Entwicklung darzustellen scheinen, welche die Hautdrüsen der Mollusken erreichen, habe ich im Mantel von Calyptraea sinensis beobachtet. Es sind ganz isolirte rundliche Gebilde, die im Bindegewebe in einiger Entfernung vom Epithel liegen; in Schnitten stellen sie sich so dar, wie ich es in Fig. 12 gezeichnet habe. Mir scheint, dass man diese Drüsen so auffassen muss, dass sie ähnliche Nester von subepithelialen Drüsenzellen sind, wie sie besonders in der Lippendrüse vieler Gastropoden in Vielzahl beisammen liegen, während sie hier ganz isolirt sind. Die einzelnen Zellen sind schmal und langgezogen, mit hellen rundlichen Kernen und deutlichen Nucleoli versehen.

Die interessanteste Ausbildung erlangen unter den Prosobranchien die Fußdrüsen der Gattungen Ianthina und Recluzia, von denen ich die erstere in zwei Arten untersuchen konnte, indem dieselben ein mit Luftblasen erfülltes Floss erzeugen, an dem der Fuß befestigt wird und mittels dessen das Thier zu pelagischer Lebensweise befähigt ist.

Simroth hat vor Kurzem einige Angaben über die Anatomie von Ianthina gemacht[1], doch ist er über die Auffassung der Manteldrüsen eben so wenig klar geworden wie über die Homologien der Fußdrüsen.

Von der einen der untersuchten Arten, die mit Ianthina communis Lam. in der erweiterten Auffassung (vgl. SIMROTH, l. c. p. 8) zusammenfallen dürfte, habe ich früher[2] ein aus der Schale genommenes Thier abgebildet und dazu nur bemerkt, dass das sog. Epipodium aus breiten und dünnen, am Rande etwas gezackten Falten besteht, »die nach ihrer Lage dem Epipodium von Haliotis homolog sein können«, dass speciell diese Falten von Ianthina den Seitenorganen der Würmer (Polychäten) homolog seien, habe ich freilich nicht ausdrücklich vermerkt; wenn auch die Lage ähnlich ist, wie bei Haliotis, so bin ich jetzt doch der Überzeugung, dass Ianthina kein wahres Epipodium besitzt, wie überhaupt das Meiste, was außerhalb der Gruppe der Rhipidoglossen unter dem Namen Epipodium geht, mehr oder weniger sicher als heterogene Bildung anzusehen sein dürfte.

Am Vorderrande des Fußes von Ianthina communis verläuft wie gewöhnlich ein Spalt, der von geringer Tiefe ist und von hellen Drüsenzellen mit ziemlich kleinen Kernen umgeben wird; die Zellen liegen, wie gewöhnlich in der Lippendrüse, in Packeten bei einander, und da sie ganz ähnlich wie bei Litorina beschaffen sind (Fig. 14), so ist es nicht zweifelhaft, dass diese Drüse der Lippendrüse der übrigen Prosobranchien homolog ist. Die Sohle ist in ihrer Vorderhälfte zu einer großen Grube eingezogen (Fig. 16), in welche die Sohlendrüse ausmündet, die ganz ähnlich wie bei Litorina aus langen, körnigen, dunkelgefärbten Zellen mit ziemlich großen, rundlichen Kernen (Fig. 15) besteht. Von hinten schließt sich an die Grube oder den sog. Trichter ein starker Wulst, der zuerst nur in der Mitte erscheint, aber dann die ganze Grube ausfüllt, dieser Wulst ist mit starken Längsfalten versehen (Fig. 17), die in Querschnitten handförmig aussehen, d. h. jede Falte trägt sekundäre, kleinere Fältchen. Diese sind von einem niedrigen, pigmentirten Epithel bekleidet, unter welchem drüsige Zellen gelegen sind (Fig. 18 und 18*a*), deren Inhalt feinkörnig, bei der Doppelfärbung dunkelblau gefärbt ist. Obwohl diese Zellen von denen über dem Trichter gelegenen ziemlich verschieden, besonders kleiner sind, so halte ich sie doch wie diese für etwas modificirte Sohlendrüsenzellen.

---

[1] Die Gastropoden der Plankton-Expedition. p. 5 ff.

[2] Über das Epipodium. Diese Zeitschr. Bd. LIII.

Etwas verschieden verhält sich der Fuß von Ianthina exigua; an dem untersuchten Thiere haftete das Floss an, welches auch mit Eikapseln erfüllt war, so dass ich dessen Beziehung zum Fuße studiren konnte. Die Lippendrüse ist ähnlich wie bei Ianthina communis, aber der Trichter nicht so groß (Fig. 20); dieser läuft nach hinten in eine von zwei Wülsten begrenzte Furche aus, während seitlich von diesen Wülsten und hinten über die ganze Fußsohle Längsfältchen sichtbar sind (Fig. 21), die hier einfach, nicht verzweigt sind.

Es ist nun hier nicht daran zu zweifeln, dass die Bedeutung des Trichters darin liegt, sowohl die Luftbläschen als auch die Eier mit ihren Kapseln zu versehen, während die fertigen Theile des Flosses an dem hinteren gefalteten Theile befestigt sind; eine Befestigung innerhalb des Trichters, wie sie Simroth anzunehmen scheint, würde ja die Erzeugung neuer Kapseln unmöglich machen. In welcher Weise die Eier in den Trichter gelangen, kann ich nicht erklären. Die Lippendrüse dürfte bei der Flossbildung nicht wesentlich betheiligt sein.

Dass der Trichter in ganz ähnlicher Weise wie die eingestülpte Sohlendrüse der höheren Prosobranchien entstanden ist, erscheint mir zweifellos, nur ist jener bedeutend umfangreicher; die Haupteigenthümlichkeit von Ianthina ist offenbar die Faltenbildung am hinteren Theile der Sohle, welche, wie gesagt, das Festhaften des Flosses ermöglicht. Die von Simroth berührte Frage, ob die Längsfalten ausgeglichen werden können und das Thier zum Kriechen fähig ist, erscheint mir ziemlich müßig, da in der Natur die Thiere niemals in eine solche Lage kommen; die Falten von Ianthina communis werden aber wohl zweifellos als konstant anzusehen sein.

Was an diesem ganzen Apparat mir besonders interessant erscheint, ist der Umstand, dass derselbe eine bedeutende Ähnlichkeit mit dem Byssusapparat der Lamellibranchien erlangt hat, eine Ähnlichkeit, die ihren Hauptgrund in der Faltenbildung hat, die zur Fixirung des Drüsenproduktes dient, und die nur dadurch erklärbar ist, dass beide aus ähnlichen Verhältnissen hervorgegangen sind, und zwar aus solchen, wie sie die ältesten Prosobranchien zeigen. Im Besonderen möchte ich die Längsfalten von Ianthina den Byssusfächern, die häufig gleichfalls aus Längsfalten bestehen, an die Seite stellen, den Trichter von Ianthina der Rinnendrüse der Lamellibranchien, das Floss im Ganzen würde dem Byssusstamme, die einzelnen Kapseln den Byssusfäden äquivalent sein.

Wie bei Lamellibranchien von der Rinnendrüse die Hauptmasse des Sekretes erzeugt wird, verhält es sich ähnlich mit dem Trichter, indessen die Byssusfächer wie die Falten von Ianthina kleinere Drüsenzellen enthalten, die nur das zur Anheftung nöthige Sekret liefern.

Bei dieser Gelegenheit sei noch erwähnt, dass die Einbuchtung des Schalenrandes von Ianthina exigua damit zusammenhängen dürfte, dass bei jedem Zurückziehen des Thieres das Floss sich an derselben Stelle gegen den Mantelrand und den dünnen Schalenrand andrückt und diese etwas ausbuchtet. Ich habe wenigstens an den konservirten Thieren, die natürlich retrahirt waren, das Floss an der Schalenbucht austreten gesehen. Von einer Homologie dieser Bucht mit dem Einschnitt von Pleurotomaria kann nicht die Rede sein, da beide Genera sehr weit von einander systematisch einzuordnen sind.

Die richtige Auffassung der Manteldrüsen wird ohne Weiteres klar, wenn man dieselben mit denen von Velutina vergleicht. Vorn ist bei Ianthina communis der größte Theil des Mantels rechts von der Kieme von einem drüsigen Epithel bekleidet, dessen Sekret durchweg entleert ist; weiter hinten beschränkt sich dieses Epithel auf die Gegend des Vas efferens und die Enddarmregion, während dazwischen ein breiter Streifen von sehr großen, rundlichen Zellen — etwa zehn in jedem Querschnitt — gebildet wird, die mit großen runden Kernen in den basalen Theilen versehen sind (Fig. 19) und von einem feinen Gerüstwerk der Stützzellen umgeben werden. Das Sekret, welches man in den äußeren Theilen dieser Zellen, sowie darüber wahrnimmt, besteht aus feinen, dunklen Tröpfchen; es kann als sicher bezeichnet werden, dass diese Drüse den von Janthina producirten Farbstoff erzeugt, und dass dieselbe — eben so wie die Purpurdrüse von Murex und Purpura — nach ihrer Lage und Beschaffenheit der Hypobranchialdrüse homolog ist. — SIMROTH war darüber im Unklaren geblieben, indem er meinte, der drüsige Belag an der Kieme verdiene nach seiner Lage in erster Linie den Namen der Hypobranchialdrüse; hier kann natürlich nur der Vergleich mit anderen Gastropoden maßgebend sein, und dieser ergiebt mit völliger Sicherheit, dass das Drüsenepithel in der Nähe der Kieme dem am Vas afferens von Trochiden, die Farbdrüse der Hypobranchialdrüse homolog ist.

Die Manteldrüsen von Ianthina exigua sind etwas verschieden. Die Farbdrüse liegt über dem Vorderende des »Uterus«, der weiter nach vorn reicht, als der Enddarm, die Drüsenzellen sind mehr gestreckt als bei der anderen Art, ihre Kerne und ihr Sekret aber ähnlich. Rechts davon, nach dem Rande hin, liegt ein eigenthümlich aussehendes Drüsenepithel von mittlerer Höhe, die Stützzellen enthalten ihre spindeligen Kerne meist in der äußeren Hälfte, während die stark körnigen Drüsenzellen rundliche, mittelgroße Kerne besitzen, die gewöhnlich schwer zu erkennen sind. Links und hinten schließt sich an die Hypobranchialdrüse ein anderer Drüsenstreifen, dessen secernirende Elemente ziemlich kleine rundliche Kerne und feinkörniges Sekret enthalten (Fig. 22).

Damit will ich die Prosobranchien verlassen und Einiges über die euthyneuren Gastropoden berichten, von denen die Pulmonaten auf ihre Hautdrüsen besser untersucht sind als die Opisthobranchien. Für ihren Vergleich mit den Prosobranchien ist die genaue Untersuchung der Bulliden von größter Wichtigkeit, andererseits allerdings auch derjenigen Prosobranchien, die mit den Bulliden am nächsten verwandt sind. Bisher habe ich leider diejenigen Gattungen, die nach meiner Ansicht solche Verwandtschaft zeigen dürften (vgl. Biol. Centralbl. XV. p. 235), nicht studiren können, wohl aber einige Bulliden, unter ihnen die im Ganzen ursprünglichste Gattung Actaeon, leider in nicht sehr günstigem Erhaltungszustande.

Wenn Pelseneer[1] auch in großen Zügen die Organisation dieser Gattung bekannt gemacht hat, so bleibt doch noch Vieles übrig, was zu untersuchen von großer Wichtigkeit wäre. Von Hautdrüsen fallen zunächst große subepitheliale Massen auf, die in zwei Lappen neben dem Munde gelegen sind; diese entsprechen nach ihrer Lage ganz den Mundsegeln der Pulmonaten und sehr starke Nerven von den Cerebralganglien verzweigen sich über dem Epithel ihrer Ventralseite, wo sie gangliöse Massen bilden, daher seien diese Lappen auch als Mundsegel bezeichnet; sie sind jedenfalls der Schnauze der niederen Prosobranchien homolog.

Unter diesen Mundsegeln liegt dann das in der Mitte eingebuchtete Vorderende des Fußes, das stark entwickelte Drüsenmassen enthält; in der Mitte über dem vorderen Fußrande sehe ich einen kleinen Blindsack, kann aber nicht bemerken, dass in diesen nennenswerthe Drüsenmassen ausmünden.

Die mittleren Drüsen sehen zwar etwas anders aus als die seitlichen, doch kann ich nicht bestimmt sagen, ob sie eine andere Drüsenart darstellen. Nach dem hinteren Theile der Sohle hin werden die Drüsenzellen immer kleiner und spärlicher.

Deutlicher als bei Actaeon sind die Fußdrüsen von Haminea hydatis zu unterscheiden. Hier sieht man im vorderen Theile des Fußes eine mächtige muköse Drüsenmasse, die nicht wie bei Prosobranchien nach unten ausmündet, sondern nach oben in einem breiten Streifen, der dem Rande ungefähr parallel in einem Bogen auf dem vorderen Ende des Fußes verläuft und in der Mitte in ein Blindsäckchen übergeht, das nach hinten gerichtet ist. Wie im Rande, so liegen auch an dieser mittleren Einstülpung die Drüsenzellen unterhalb, d. h. ventral von derselben. Dadurch verhält sich die Drüse genau so, wie die der Stylommatophoren, bei denen auch die Drüsenmasse in der Hauptsache ventral von dem Epithelsäckchen gelegen ist, wie ich an verschiedenen Gattungen, unter denen ich Clausilia hervorhebe, gesehen habe, und wie es auch sonst beschrieben ist. Andererseits aber treten diese Drüsen durch die angegebene Eigenschaft in Gegensatz zu der Lippendrüse der Prosobranchien, in der die Drüsenzellen dorsal von der Rinne und der medianen Einstülpung liegen. Man kann daher zweifelhaft sein, ob die Lippendrüse der Prosobranchien wirklich der Fußdrüse von Bulliden und Stylommatophoren homolog ist. Eine sichere Entscheidung dieser Frage wird vielleicht nach einer Untersuchung der den Bulliden zunächst stehenden Prosobranchien möglich sein; unterdessen möchte ich meine Ansicht dahin äußern, dass mir eine Verschiebung der Lippendrüse nach oben hin immerhin wahrscheinlicher ist, als ihre Rückbildung und eine Neubildung der anderen Drüse, welche doch nach der Beschaffenheit des Sekretes ganz ähnlich ist, und deren Lage im Grunde genommen wenig Verschiedenheit zeigt.

---

[1] Recherches sur divers Opisthobranches.

In der Sohlenfläche von Haminea münden Drüsenzellen, deren Sekret stark körnig und roth gefärbt ist, so dass einer Homologie derselben mit der Sohlendrüse der Prosobranchien nichts entgegensteht. Eine eingestülpte Drüse am hinteren Ende der Sohle habe ich nicht wahrgenommen. Solche Drüsen sind bekanntlich bei verschiedenen Tectibranchien beschrieben worden, so bei Pleurobranchiden (Pleurobranchus, Pleurobranchaea) und Pleurophyllidia von Rawitz[1], bei Gastropteron von Pelseneer[2] und ich habe bei einer Aplysia eine solche kleine Drüse gesehen, die aus zwei kurzen, nach oben divergirenden und zusammen ausmündenden Schläuchen besteht, welche von den rundlichen Drüsenzellen umgeben sind. Auf eine Beschreibung der Fußdrüsen anderer Opisthobranchien will ich nicht näher eingehen, da dieselben von keinem besonderen Interesse sein dürften; bei verschiedenen Formen habe ich subepitheliale Drüsenmassen gesehen, die sich der Sohlendrüse von Prosobranchien ähnlich verhalten, bei einer Doris enthalten die seitlichen Fußränder muköse Drüsen, gleichfalls subepithelial, welche die Reibung gegen die Unterseite des Notaeums zu verhindern haben. Die letzteren scheinen mir darum von einiger Bedeutung zu sein, weil ähnliche Drüsen mit derselben Funktion in einigen anderen Fällen ausgebildet sind, so bei manchen Chitoniden und Patelliden. Von einer Homologie dieser Drüsen kann natürlich nicht die Rede sein.

---

[1] Die Fußdrüse der Opisthobranchier. Abh. Akad. Berlin. 1887.

[2] Recherches sur divers Opisthobranches.

In der Mantelhöhle von Actaeon liegt rechts von der Kieme eine Drüse, die von Pelseneer[1] als Hypobranchialdrüse bezeichnet wird; in der That wird dieselbe wahrscheinlich der Hypobranchialdrüse von Prosobranchien homolog sein, da ihre Drüsenzellen von ähnlicher Beschaffenheit sind, ziemlich große Zellen mit großen rundlichen Kernen (Fig. 23). Gegen das Hinterende der Mantelöffnung hin hört diese Drüse auf und wird durch ein anderes drüsiges Epithel ersetzt (Fig. 25), das zwischen Kieme und Mantelrand liegt und jedenfalls von muköser Art ist. Die Drüsenzellen sind kleiner, hellbläulich gefärbt, die Kerne von ziemlich geringer Größe. Ein ähnliches Drüsenepithel, wie die Hypobranchialdrüse, liegt in dem von Pelseneer beschriebenen »unteren Mantellappen«, so viel ich sehe, ohne Zusammenhang mit der eigentlichen Hypobranchialdrüse; dasselbe erstreckt sich als ein breiter Streifen bis zum Hinterende der Mantelhöhle, wo es rechts vom Anfange des Spiralfortsatzes aufhört. Die Drüsenzellen in diesem Streifen (Fig. 24) sind ganz wie in der Hypobranchialdrüse beschaffen.

Bei dieser Gelegenheit will ich nochmals betonen, was ich schon einmal kurz erwähnt habe (Biol. Centralbl. XV. p. 234), dass die außerordentlich komplicirte Kieme der Trochiden unmöglich sich direkt in eine solche Kieme umwandeln kann, wie sie Actaeon und die verwandten Bulliden haben, die aus einer einzigen, hin und her gefalteten Lamelle besteht (s. Fig. 23 und Köhler, Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria. Zool. Jahrb. Bd. VII).

Ich halte es für das einzig Mögliche, dass diese Kieme nur einem der meist zahlreichen Kiemenblättchen homolog ist, die bei Tänioglossen sich an den Mantel anheften; diese sind gleichfalls dreieckig und wellig gebogen. Das Spengel'sche Organ von Trochiden liegt über dem Vas efferens, unmittelbar auf dem linken Kiemenrande, bei Actaeon dagegen ist dasselbe ein ziemlich großes, rundliches Sinnesorgan von ähnlichem Bau, wie bei anderen Bulliden und Pulmonaten, das von einem vor ihm liegenden Ganglion einen starken Nerv erhält; es liegt ganz im vordersten Theile der Mantelhöhle, von der Kieme vollkommen getrennt. Demnach ist auch das Verhältnis des SPENGEL'schen Sinnesorgans zur Kieme ein ganz anderes als bei Trochiden. Ich bin zwar derselben Ansicht, wie KÖHLER, dass eine gefiederte und eine gefaltete Kieme homolog sein können, und halte es auch für durchaus wahrscheinlich, dass die zweifiederige Kieme der Pleurobranchiden der von Bulliden homolog ist, aber dann ist sicher die erstere durch weitere Modifikation der letzteren entstanden, der umgekehrte Entwicklungsgang erscheint mir unmöglich. Demnach ist also auch die zweifiederige Kieme der Pleurobranchiden nicht der von Trochiden homolog, trotz einer oberflächlichen Ähnlichkeit; die Weiterbildung der Kieme von Tectibranchien zeigt überhaupt eine gewisse Ähnlichkeit mit demselben Vorgange bei Prosobranchien, indem sich auch bei ihnen die eine Blättchenreihe rückbilden kann, wie es nach KÖHLER bei Tylodina angefangen und bei Gastropteron ausgeführt ist, ja bei Umbrella entspringen die Blättchen im vorderen Theile — der bekanntlich dem Hinterende der Trochidenkieme äquivalent ist, da hier die Kieme mit der Spitze nach hinten gerichtet ist — direkt vom Boden der Kiemenhöhle.

---

[1] l. c.

Um eine möglichst sichere Grundlage für eine Homologisirung der Fußdrüsen von Gastropoden und Lamellibranchien zu gewinnen, muss ich das Ergebnis der Untersuchung einer Reihe von Lamellibranchien mittheilen, die aller Wahrscheinlichkeit nach die primitivsten Formen darstellen, hauptsächlich von einigen Arca-Arten, die unter sich kaum wesentliche Differenzen aufzeigen dürften.

Es mag das nach den Publikationen von CARRIÈRE, BARROIS, BOUTAN etc. überflüssig erscheinen, aber diese Autoren haben meist die Drüsen selbst weniger untersucht, als die Konfiguration des ganzen Apparates; BOUTAN hat hauptsächlich den Byssus selbst beschrieben. Daher ist thatsächlich noch Einiges von der Ausbildung der Fußdrüsen nicht genügend klargelegt.

Wegen ihrer Größe lässt Arca noae manche Einzelheiten besser erkennen, als die kleineren Arten, die mir vorgelegen haben: tetragona und lactea, daher will ich hauptsächlich jene Art beschreiben. Bei der angegebenen Doppelfärbung fallen ungemein massige Drüsen von blauer Färbung (Fig. 26 *gm*) auf, welche die Seiten des Fußes von der vorderen Spitze bis zum Hinterende erfüllen, und zwar nehmen sie im »Spinnfinger« die ganze Peripherie bis auf die Rinne ein, allerdings dorsal in schwächerer Ausbildung, und weiter hinten erstrecken sich solche Drüsenzellen, wenn auch mehr vereinzelt, auf die Körperwand dorsal vom eigentlichen, durch eine Einschnürung abgesetzten Fuß. Diese Mucusdrüsen zeigen eine eigenthümlich fädige Struktur, die um den Kern eine unregelmäßig radiäre Form annimmt und meist grobe Maschen bildet, die Kerne sind ziemlich klein, oval.

In der Rinne findet sich am Vorderende des Fußes eine kleine Drüse, die aus einer Vertiefung mit einem kleinen hinteren Blindsäckchen und in der Umgebung gelegenen, rundlichen, körnigen, röthlich gefärbten Drüsenzellen besteht (Fig. 26 *gpa*); diese Drüse sei als vordere Fußdrüse bezeichnet. Hinter derselben wird die Rinne von mukösen Zellen umgeben, welche von denen der Peripherie kaum verschieden sind. Alsdann beginnen die drüsigen Elemente, welche zur Byssuserzeugung in Beziehung stehen. Zunächst erscheint in den Querschnitten durch den Fuß dorsal von der Rinne eine einheitliche Masse, weiterhin aber theilt sich diese und vertheilt sich auf die beiden Seiten der sich bedeutend vertiefenden Rinne. In dieser zieht jederseits ein kleines Fältchen vom Grunde schräg nach außen und hinten, wodurch jeder Rand noch eine innere Lippe erhält. Unterhalb der gewaltig ausgebildeten »Rinnendrüse«, die aus sehr großen, grobkörnigen, meist deutlich roth gefärbten Zellen besteht, verläuft jederseits ein Streifen von eigenthümlichen grünen, deutlich körnigen Zellen, welche weit kleiner als die Byssusdrüsen sind, aber sonst ganz die Beschaffenheit subepithelialer Drüsen haben; dieselben dürften wohl als eine Modifikation der viskösen Rinnendrüsenzellen anzusehen sein. Allmählich erweitert sich die Rinne und dorsal bildet sich ein kielförmiger Vorsprung aus, der von zahlreichen Falten durchzogen wird, hauptsächlich in Längsrichtung, aber von jeder Falte entspringen — besonders im vorderen Theile des Vorsprunges — noch größere oder kleinere sekundäre Fältchen, so dass die Querschnitte ein ziemlich unregelmäßiges Aussehen haben. Die großen Zellen der Rinnendrüse bleiben auch hier auf die Seiten der Höhlung beschränkt, in dem Byssuswulste sind nur bedeutend kleinere visköse Elemente eingestreut, die in die Fächer ausmünden (Fig. 27). Die beiden Streifen der Rinnendrüse entfernen sich nach hinten hin immer mehr von den Rändern der Höhle und unter denselben ist der Hohlraum etwas erweitert; in diesen äußeren Theil münden viel kleinere visköse Drüsenzellen und an den Rändern ziehen sich die Mucusdrüsen in die Höhlung hinein. Im hinteren Theile des Byssuswulstes erscheinen zwischen den kleinen Drüsenzellen große Mucusdrüsen, die jene immer mehr verdrängen und schließlich allein in bedeutender Mächtigkeit vorhanden sind; dieselben reichen zum Theil sehr weit zwischen die Fasern der Byssusmuskeln hinauf (Fig. 28).

In Frontalschnitten von einer Arca lactea sieht man von den hinteren Mucusdrüsen aus die Byssuslamellen — 14 an Zahl — nach vorn divergirend ausstrahlen.

Sieht man von den mukösen Drüsenmassen in der Peripherie des Fußes ab, so findet man demnach bei Arca eine ganze Anzahl verschiedener Drüsen, welche in die Rinne und deren hintere Erweiterung, die Byssushöhle, ausmünden: 1) die »vordere Fußdrüse«, dahinter 2) muköse Drüsen, 3) die »Rinnendrüse«, 4) die kleinen grünen Drüsen, 5) die kleineren viskösen Drüsen der Byssushöhle. 6) die kleinen viskösen Drüsen im Byssuswulste und 7) die großen hinteren Mucusdrüsen in demselben.

Wenn man diese Drüsen mit denen von Gastropoden vergleichen will, so muss man jedenfalls zunächst überlegen, welche von ihnen etwa morphologisch zusammengehören, Modifikationen einer ursprünglich gleichartigen Gruppe sind, und welche als gesonderte Bildungen anzusehen sind. Von den aufgezählten Nummern halte ich drei bis sechs für besondere Ausbildungsarten einer einheitlichen viskösen Drüsenmasse, während die übrigen isolirte Drüsengruppen sind, von denen nur zwei möglicherweise mit den äußeren Mucusdrüsen zusammengehören könnte.

Berücksichtigt man nun ferner, dass der Sohle der Gastropoden die ausgehöhlten Theile des Lamellibranchienfußes — Rinne und Byssushöhle — homolog sein dürften, so wird man zunächst die äußeren Mucusdrüsen von Arca nicht als Homologon einer der Sohlendrüsen, sondern als Äquivalent der Becherzellen zu setzen haben, welche bei Haliotis in den Seitenflächen des Fußes gelegen sind. Ferner scheint mir bezüglich der vorderen Fußdrüse nur eine Annahme wahrscheinlich zu sein, nämlich ihre Homologie mit der Drüse von Haliotis tuberculata, welche ich mit demselben Namen belegt habe. Dann dürfte für die Lippendrüse der Prosobranchien weiter keine Drüsenbildung bei Arca als Äquivalent übrig bleiben, als die vor der »Rinnendrüse« und hinter der »vorderen Fußdrüse« gelegene Mucusdrüsenmasse innerhalb der Fußrinne, die freilich in die peripheren Mucusdrüsen übergeht, so dass man keine bestimmte Grenze zwischen ihnen angeben kann. Endlich entsprechen alle übrigen Drüsen, so weit sie visköser Art sind, der Sohlendrüse von Haliotis, während die hinteren Mucusdrüsen der Byssushöhle als Neuerwerbung anzusehen sein werden.

Der besseren Übersicht wegen will ich die homologen Theile so gegenüber stellen:

Haliotis	Arca
vordere Fußdrüse	vordere Fußdrüse
Lippendrüse	Mucusdrüse in der Rinne
Sohlendrüse	Byssusdrüse
— —	hintere Mucusdrüse
periphere Becherzellen	periphere Mucusdrüsen
Sohle.	Rinne + Byssushöhle.

Die Umbildung des söhligen Gastropodenfußes in den Byssusfuß ist in ziemlich einfacher Weise zu erklären durch Einziehung der Sohle und Ausbildung des gefächerten Byssuswulstes, ein Vorgang, der in ganz ähnlicher Weise bei Ianthina erfolgt ist, wo nur der gefaltete Theil der Sohle frei liegt, statt den Boden einer Höhlung zu bilden, ein ziemlich unerheblicher Unterschied. Durch diese weitgehende Übereinstimmung wird es vollkommen gerechtfertigt, dass überhaupt zwischen den Fußdrüsen von Gastropoden und Lamellibranchien eine Homologie besteht, was ich darum hervorheben möchte, weil Boutan die Berechtigung solcher Homologisirung in Zweifel zieht. Dass Haliotis bei der Anheftung des Fußes die Muskulatur ganz nach Art eines Saugnapfes verwendet, ist durchaus auch meine Ansicht, aber eben so bin ich überzeugt, dass Klebdrüsen bei solcher Anheftung von wesentlichem Nutzen sind. Auch Arca wird vermuthlich bei der Anheftung mittels des Byssus ihre Fußretraktoren in so fern gebrauchen, als nach einem Anlegen der Fußränder an den Fremdkörper durch Kontraktion der Muskeln das Sekret aus den Drüsen herausgepumpt wird; dann haben die Muskeln nach Vollendung der Sekretion ihre Aufgabe erfüllt und können außer Thätigkeit treten, indessen der allmählich erstarrende Schleim das Thier genügend fixirt. Dass die Anheftung des Byssus am Fuße dadurch bewirkt wird, dass das Epithel des Byssuswulstes nach Art einer Cuticula eine gewisse Menge von Sekret erzeugt, welches mit dem von den subepithelialen Drüsenzellen gelieferten Schleim verschmilzt, habe ich schon früher[1] zur Genüge erörtert und denke, dass nur so das Festhaften der erstarrten Masse am Fuße erklärlich ist.

Warum ich speciell Arca mit Haliotis verglichen habe, diese Frage sei nunmehr in Erwägung gezogen. Es ist von verschiedenen Seiten, namentlich von PELSENEER[2] behauptet worden, dass Nucula und einige verwandte Genera noch den söhligen Gastropodenfuß besitzen und mittels desselben zu kriechen vermögen, darum soll die Ausbildung des Fußes der Nuculiden ursprünglicher sein, als die des Byssusfußes. Ist nun wirklich der Fuß von Nucula ein Kriechfuß?

Bei einem Aufenthalt auf Helgoland habe ich in der biologischen Anstalt Nucula in großer Anzahl erhalten und lebend beobachten können, da habe ich mich recht gründlich davon überzeugt, dass der Fuß zum Kriechen ganz untauglich ist, niemals macht ein Thier den Versuch auf dem Boden des Gefäßes umherzukriechen, sondern die einzige Bewegung desselben besteht darin, dass er aus der Schale hervorgestreckt wird, worauf sich die Ränder ausbreiten und gegen die Schale hin umschlagen, worauf der ganze Fuß zurückgezogen wird. Es ist zweifellos, dass diese Thätigkeit nur einen Zweck haben kann, nämlich den, das auf lockerem Schlick und Sand liegende Thier einzugraben; demnach hat Nucula einen typischen Grabfuß, nicht einen Kriechfuß, welcher dem von Gastropoden vergleichbar wäre. Ähnlich ist der Fuß anderer Nuculiden, von Solenomya und von Pectunculus beschaffen — wie auch der von Dentalium, dessen »Epipodium« jedenfalls dieselbe Funktion hat, wie die Fußränder von Nucula; es war mir von Pectunculus schon immer ganz undenkbar, dass das Thier mit der hohen, gewichtigen Schale im Stande sein sollte, aufrecht mit dem schmalen Fuße zu kriechen, doch hatte ich in Neapel niemals Gelegenheit, eine Bewegung des Fußes zu beobachten, jetzt halte ich es für ziemlich sicher, dass derselbe nur zum Graben verwendbar ist. Diese Funktion hat ja auch der Fuß von manchen anderen Lamellibranchien, so von Solen, wo er ganz ähnlich wie bei Nucula hervorgestreckt, am Ende geschwellt und darauf zurückgezogen wird; allerdings kann sich das Thier auch durch schnelle Stöße des Fußes gegen den Boden fortschleudern, eine ähnliche Bewegungsart, wie ich sie bei Mactra und Cardium beobachtet habe.

Während also in biologischer Hinsicht der Fuß von Nucula sich ganz anders verhält als der von Gastropoden, entsinne ich mich, in

---

[1] Zur Phylogenie des Byssusapparates.

[2] Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol. XI.

Neapel eine Arca, welche ihren Byssus abgeworfen hatte, ganz nach Gastropodenart kriechend gesehen zu haben, leider habe ich diesen Vorgang nicht näher studirt; es wäre interessant, ob die Rinne nach Art der Sohle dabei ausgebreitet wird[1]. Schon aus diesem Verhalten der beiden Gattungen dürfte hervorgehen, dass auch im anatomischen Bau die Differenz gegen den Gastropodenfuß bei Arca geringer ist als bei Nucula, denn jedenfalls ist ja die Muskulatur an die Funktion angepasst. Dem entsprechen auch die Fußdrüsen: während dieselben bei Arca, wie ich ausgeführt habe, sehr wohl mit denen der ältesten Gastropoden vergleichbar sind, verhalten sie sich bei Nucula wesentlich abweichend und sind im Ganzen sehr reducirt. Ich finde nur am vorderen und hinteren Kiel des Fußes ein hohes muköses Epithel, und in der Sohle als einzige Drüsenbildung eine lange und enge Röhre, die hinten in die Sohle mündet. Der äußere Theil derselben ist nicht drüsig, von vorn nach hinten zusammengedrückt, während der innere drüsige Theil vorn und oben mit einem sehr viel höheren, deutlich blau gefärbten und fädigen, daher mukösen Epithel bekleidet ist; in der Mittellinie bildet dasselbe einen unbedeutenden Kiel.

Ich wüsste nicht, welcher Drüse von Haliotis diese Röhre homolog gesetzt werden könnte, einen Vergleich könnte man höchstens mit dem hinteren Theil der Byssushöhle von Arca sammt den hinteren Mucusdrüsen für wahrscheinlich halten, und gerade für diese Drüsen habe ich ja bei Haliotis kein Äquivalent gefunden.

Dazu kommt noch der Umstand, dass bei zahlreichen Lamellibranchien, die in erwachsenem Zustande keinen Byssusapparat haben, ein solcher in Jugendzuständen beobachtet ist, so dass es auch hierdurch sehr wahrscheinlich gemacht wird, dass die Urform der Gruppe mit einem Byssus ausgestattet gewesen ist. Im Übrigen weist die ganze Organisation der Lamellibranchien auf eine ursprünglich festsitzende Stammform hin, wie Arnold Lang[2] ganz richtig angenommen hat, und diese ursprüngliche Festheftung konnte nicht etwa, wie bei Ostrea und manchen anderen Lamellibranchien durch Anwachsen einer Schale, sondern nur durch den Byssus erfolgt sein, da nur dieser die Beibehaltung der bilateralen Symmetrie möglich machte, welche ja die ursprünglichsten Genera in typischer Weise aufzeigen.

---

[1] Bekanntlich giebt es Arca-Arten, die keinen Byssusapparat besitzen, wahrscheinlich in Folge von Rückbildung; es wäre wichtig festzustellen, ob diese Thiere einen Kriechfuß oder einen Grabfuß haben.

[2] Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. 1888.

Während also ein Vergleich zwischen Arca und Nucula einerseits und Haliotis andererseits zu dem Resultat führt, dass von den beiden Gattungen der Taxodonten Arca die ursprünglichere Ausbildung der Fußdrüsen aufweist, ergiebt der Vergleich des Byssusapparates von Arca mit dem einiger anderen Genera gleichfalls dessen Ursprünglichkeit. Die höchste Differenzirung erreicht dieser Apparat bei einigen Anisomyariern, den Mytiliden und Aviculiden, wo er hauptsächlich dadurch von dem der Arca verschieden ist, dass der Stamm nicht direkt den Fremdkörpern angeheftet wird, sondern durch Vermittelung von Fäden, welche der Byssusfinger erzeugt. Dem entsprechend hat die Byssushöhle an Bedeutung eben so viel verloren, wie der Spinnfinger gewonnen hat, daher ist jene stark verkleinert, dieser vergrößert.

Die Drüsen zeigen auch einige Veränderungen, die allerdings nicht eben wesentlich sind. Bei Avicula tarentina finde ich wieder die peripheren Mucusdrüsen, die vordere Fußdrüse, die massige Rinnendrüse, welche in der Byssushöhle nur am Vorderende erhalten ist, während die kleinen viskösen Drüsen in den Byssusfächern ziemlich schwach entwickelt sind, dagegen sind die hinteren Mucusdrüsen stark entwickelt (Fig. 29 *gmi*), welche hinter den Byssusfächern liegen und die mit ihrem ventralen Theile in eine Falte hineinreichen, welche die Byssushöhle von einer kleinen hinteren Grube abtrennt, an der ich einige visköse Drüsenzellen gesehen habe. Es wird hier ganz deutlich in jedem Byssusfach der vordere Theil des Sekretes von den viskösen, der hintere von den mukösen Drüsen geliefert, diese Antheile sind in meinen Schnitten sehr deutlich durch ihre Färbung zu erkennen und noch außerhalb der Byssushöhle zeigt der Stamm sehr hübsch eine Zusammensetzung aus rothen und blauen Lamellen.

Die Byssusfalten sind im Ganzen regelmäßiger als bei Arca, sekundäre Fältchen habe ich nicht gesehen, wie denn auch der kielförmige Vorsprung fehlt.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigen die tiefsten Theile dieser Fächer, während weiter außen an ihnen keine deutlichen Unterschiede zu sehen sind, treten schließlich die beiden mittelsten in Gegensatz zu den übrigen, indem sie nach vorn und oben bedeutend weiter reichen und hier von einer dichten Drüsenmasse umgeben sind

(Fig. 30 *gmb*), die nach ihrem Verhalten gegen die Farbstoffe von muköser Art ist. Diese Drüsenmasse ist jedenfalls von den viskösen Byssusdrüsen verschieden und gewährt auch ein anderes Bild als die hinteren Mucusdrüsen; dieselbe dürfte bei Arca noch nicht deutlich zur Differenzirung gekommen sein. Der erwähnte Gegensatz der beiden Mittelfächer gegen die übrigen wird wahrscheinlich dadurch hervorgerufen sein, dass nur an den ersteren hinreichender Platz für eine solche Drüse ist, indem diese zwischen und vor den Byssusmuskeln gelegen ist, während die anderen Fächer zwischen den Fasern dieser Muskeln eingeengt sind. BARROIS hat dieses Verhalten zwar gesehen, ist aber über die Beschaffenheit der Drüsen nicht klar geworden.

Eine ähnliche Differenzirung der Byssusfächer habe ich bei Modiolaria in bedeutend stärkerem Maße wiedergefunden (Fig. 31 *gmb*); die hinteren Mucusdrüsen sind auch hier vorhanden. So scheint mit fortschreitender Entwicklung in der Byssushöhle das muköse Element immer stärker zur Ausbildung zu gelangen und das visköse zu ersetzen, während in der Rinne das letztere bei Weitem das Übergewicht behauptet.

BARROIS hat zwar schon eine Homologisirung der Fußdrüsen von Lamellibranchien und Gastropoden versucht, doch ist seine Ansicht nicht ganz zutreffend; richtig ist, dass die Byssusdrüsen der Sohlendrüse entsprechen, aber der Lippendrüse sollen die Drüsen im vorderen »Trichter« von Pecten, Spondylus und Anomia und diejenigen in der Anschwellung des Fußes von Lucina und Diplodonta homolog sein, und das kann ich nicht annehmen. Die Drüsen bei den beiden letztgenannten Gattungen sind offenbar den peripheren Mucusdrüsen von Arca homolog, während die Trichterdrüsen der Monomyarier nichts Anderes als die sehr vergrößerte vordere Fußdrüse darstellen, demnach sind die von BARROIS bezeichneten Drüsen nicht einander homolog, und weder die peripheren Mucusdrüsen noch die vordere Fußdrüse von Arca entspricht der Lippendrüse von Prosobranchien, wie ich vorher ausgeführt habe.

PELSENEER[1] hat bei Nuculiden und bei Solenomya Hypobranchialdrüsen beschrieben, die besonders bei der letzteren Gattung sehr entwickelt sind. Ich habe dieselben bei Nucula gesehen und schon früher an derselben Stelle bei Arca ein deutliches Drüsenepithel gefunden. Es ist nun zwar zu bemerken, dass diese Drüsen nicht zwischen Kiemen und Enddarm, wie bei Haliotis, liegen, sondern seitwärts von den Kiemen, trotzdem wird ihre Homologie mit denen von Haliotis immerhin wahrscheinlich sein, man müsste freilich eine Verschiebung um die Kiemen herum annehmen, eine solche wird bei der großen Ähnlichkeit beider Drüsen wahrscheinlicher sein als Neubildung der einen, und bei Solenomya sollen sie sich etwas um die Kiemenachsen herumziehen. Bei Nucula ist das Epithel von bedeutender Höhe, die kleinen Kerne der Stützzellen liegen in den distalen Enden, die runden Kerne der Drüsenzellen wie gewöhnlich basal, der Zellinhalt der letzteren ist ziemlich homogen, bis auf einen basalen Theil, und von Boraxkarmin gefärbt (Fig. 32).

---

[1] Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biologie. XI.

Die feinere Anatomie der Scaphopoden ist in den letzten Jahren von FOL[1] und PLATE[2] studirt worden und beide Forscher haben die am Mantelrande ausmündenden Drüsen genau beschrieben. Dieselben sind zwar unter sich ein wenig verschieden, doch gehören sie alle in die Reihe der viskösen Drüsen, da ihr Inhalt deutlich körnig ist und Karminfärbung annimmt.

An der Innenseite des Mantels in einiger Entfernung vom Rande liegen dem Fuße gegenüber ganz verschiedene Elemente, die jedenfalls von muköser Art sind. Das Bild, welches diese Drüsenzone darbietet, ist recht eigenartig und nach meinen Präparaten von PLATE's Darstellung etwas verschieden; ein Stück davon habe ich in Fig. 34 gezeichnet. Ich erkenne zwischen den Drüsenzellen spindelförmige Kerne von Stützzellen, die wie gewöhnlich ein Gerüstwerk bilden, das die drüsigen Elemente umgiebt. Diese enthalten rundliche Kerne, das Sekret ist im unteren Theile aus ziemlich großen, wenig gefärbten Tröpfchen zusammengesetzt, die nur ausnahmsweise bis zur Oberfläche reichen, in der Regel wird der äußere Theil von einer homogenen Masse eingenommen. Ich glaube nicht, dass hier zwei Arten von Sekretzellen vorliegen, die äußere homogene Masse wird vermuthlich ein reiferes Sekret darstellen als die innere, in welcher die Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind. PLATE scheint die Stützzellen übersehen und die äußeren homogenen Theile der Drüsenzellen für dieselben gehalten zu haben.

Interessanter als diese Korrektur erscheint mir die Richtigstellung der Angaben PLATE's über die Drüsen in den Cirren. PLATE hat die Elemente zwar richtig gesehen und gezeichnet (Fig. 43 und 49), so dass ich mich auf seine Figuren beziehen kann, doch hat er Verschiedenes falsch gedeutet. Die von PLATE mit *dr* bezeichneten Elemente sind Drüsenzellen von muköser Art, dagegen sind die als Sinneszellen gedeuteten und mit *glz* bezeichneten Gebilde zweifellos Klebdrüsen, welche in die am Ende des Cirrus befindliche flache Höhlung ausmünden; sie enthalten ähnlich wie die Drüsen am Mantelrande feine, von Karmin gefärbte Tröpfchen. Durch das Sekret dieser Zellen werden Fremdkörper, die zur Nahrung dienen sollen, ergriffen und festgehalten; ein Ansaugen, wie es bisher angenommen worden ist, halte ich nach der Art der Beziehungen der verschiedenen Elemente in der Endkeule eines Cirrus zu einander für gänzlich ausgeschlossen.

---

[1] Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Arch. Zool. II, 7.

[2] Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb., Anat. V.

PLATE hat mit Recht vermuthet, dass sich an den Enden der Cirren sensible Elemente finden müssten, zumal da hier ein Ganglion vorhanden ist. Diese Sinneszellen hat PLATE jedoch nicht als solche erkannt, es sind die von ihm in Fig. 43 im obersten Theile und in Fig. 51 dargestellten und für Bindegewebszellen erklärten Elemente, die mit *bi′* bezeichneten Zellen der Fig. 43 dürften dagegen Ganglienzellen sein. Diese in einen ziemlich langen distalen Faden auslaufenden Sinneszellen finden sich im vorstehenden Rande der Endkeule, der jedenfalls zum Tasten ungleich geeigneter ist als die Grube, in der PLATE die Sinneszellen suchte. Ähnliche, nur bedeutend kürzere Sinneszellen sind auch im Stiele des Cirrus zerstreut. Während also Drüsen- und Sinneszellen in den Cirren in bedeutender Menge vorkommen, ist, wie PLATE beobachtet hat, das eigentliche Epithel durch Auflösung der Kerne und Verschwinden der Zellgrenzen rückgebildet.

Über Drüsen im Fuße von Dentalium haben weder FOL noch PLATE etwas angegeben. Ich finde zerstreut ziemlich große Zellen von Flaschenform (Fig. 33) in der Fußmuskulatur mit feinkörnigem, rothgefärbtem Sekret und rundlichen basalen Kernen. Außer diesen einzelnen Zellen sind auch Anhäufungen ähnlicher, nur noch größerer Sekretzellen vorhanden, welche in die mediane Rinne ausmünden, die in der Dorsalfläche des vorderen Fußendes verläuft; jederseits von dieser Rinne liegt eine Gruppe solcher Drüsenzellen. Die Lage derselben ist so eigenartig, dass ich über ihre Homologisirung mit den Fußdrüsen anderer Mollusken nicht genügende Klarheit erlangen konnte.

Da Hypobranchialdrüsen in allen übrigen Molluskenklassen vorhanden sind, so wäre es nicht uninteressant, ob solche auch bei Dentalium vorkommen. PLATE hat darüber nichts geäußert, doch beschreibt er[1] kurz eine Drüsenzone an der Innenwand der Mantelhöhle, welche hinter den Wimperkränzen in der Aftergegend liegt. Wahrscheinlich ist das dieselbe Drüse, die ich beobachtet und in Fig. 35 abgebildet habe. Sie besteht aus einem ziemlich hohen, ausgezeichnet drüsigen Epithel, das die Innenfläche des Mantels bekleidet und noch etwas auf die Ventralwand des Körpers übergreift, und zwar beginnt dieses Epithel hinten gegenüber der Afteröffnung und erstreckt sich von da nach vorn. Die Drüsenzellen sind feinkörnig, rothgefärbt, mit basalen runden Kernen versehen, die Stützzellen dünn, mit langspindelförmigen Kernen ausgestattet. Es ist jedenfalls recht naheliegend, diese Drüse der Hypobranchialdrüse der anderen Mollusken, im Besonderen der Lamellibranchien, der sie nach ihrer Lage sicher ganz gut entspricht, zu homologisiren.

So finden wir also in allen Molluskenklassen homologe Hypobranchialdrüsen entwickelt und wir finden, dass die Ausbildung, welche der Fuß und seine Drüsen bei den ältesten Prosobranchien zeigen, sehr wohl zum Ausgang für die Modifikationen des Fußes und seiner Drüsen bei anderen Mollusken, hauptsächlich bei Byssusmuscheln, genommen werden können.

Ein etwas räthselhaftes Gebilde ist die vordere Fußdrüse, welche nur bei einer Reihe von Lamellibranchien zu bedeutender Entwicklung gelangt, dagegen bei Prosobranchien nur in der bei Haliotis erwähnten Weise angedeutet ist. Ich habe erwogen, ob dieselbe der Lippendrüse anderer Gastropoden, an der sich ja auch ein medianes Blindsäckchen findet, homolog sein könnte, doch musste ich diese Frage im Hinblick auf die Drüse von Haliotis varia, die mit viel größerer Berechtigung als Äquivalent der Lippendrüse anzusehen sein dürfte, verneinen. Nicht unmöglich erscheint es mir, dass die große eingestülpte Drüse, welche KOWALEVSKY[2] bei Chitonlarven gefunden hat, und welche nach seiner Angabe möglicherweise auch in der Entwicklung von Dentalium vorliegt, der vorderen Fußdrüse homolog ist, weil diese die vorderste der Fußdrüsen ist und jene larvale Drüse dicht hinter dem Munde ausmündet. Natürlich kann ich gegenwärtig darüber nur eine Vermuthung äußern, die

---

[1] l. c. p. 308.

[2] Embryogénie du Chiton Polii. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. I.

Entscheidung dieser Frage wäre aber um so interessanter, da auch bei der Larve von Lopadorhynchus eine ganz ähnliche Drüse wie bei der Chitonlarve vorhanden ist.

Die vordere Drüse von Neomenia ist der Lippendrüse von Gastropoden so ähnlich, dass sie mir eher mit dieser als mit der vorderen Fußdrüse homolog zu sein scheint.

Überblickt man die ganze Mannigfaltigkeit der Hautdrüsen, wie sie sich nach der voraufgehenden Übersicht darstellen, so findet man in der That, dass allen, wie ich schon Anfangs hervorhob, ein Merkmal eigen ist: die Zusammensetzung aus Drüsen- und Stützzellen; die letzteren bilden ein Maschenwerk, in dem die ersteren ganz oder mit ihrem äußeren Ende gelegen sind; dieses charakteristische Merkmal ist zwar des öftern betont, aber vielleicht noch öfter übersehen worden, es kann indessen daran kein Zweifel bestehen, dass es ganz allgemeine Regel ist.

Eine solche Eigenschaft kann unter Umständen von großer Bedeutung sein, nämlich besonders dann, wenn zu entscheiden ist, ob drüsige Epithelien ektodermalen Ursprungs sind oder nicht. Bei den beschriebenen Fuß- und Manteldrüsen ist es kaum zweifelhaft, dass sie Abkömmlinge des Ektoderms sind, aber zum Aufbau der inneren Organe sind ja auch oft Derivate der äußeren Haut verwendet, und es gilt nun festzustellen, ob man nicht durch die bezeichnete Eigenschaft der Hautdrüsen — wenigstens in manchen Fällen — wird entscheiden können, in wie weit das der Fall ist und wo die Grenze zwischen ektodermalem Antheil einerseits und entodermalem oder mesodermalem andererseits gelegen ist. Wenn ich auch vorläufig auf eine Durchführung dieser Untersuchung durch den ganzen Kreis der Mollusken verzichten muss, so will ich doch an einigen Beispielen zu zeigen versuchen, dass man ganz wohl die drüsigen Abkömmlinge des ektodermalen Epithels wird von den entodermalen und mesodermalen Drüsen unterscheiden können.

Am Verdauungstractus der Mollusken hat man drei Gruppen von Drüsenbildungen aus einander zu halten: 1) die in die Mundhöhle ausmündenden Buccal- und Speicheldrüsen, 2) die Vorderdarmdrüsen und 3) die Mitteldarmdrüse oder Leber.

Unlängst erst hat BABOR[1] versucht, die Angaben über die erste

---

[1] Über die wahre Bedeutung des sog. SEMPER'schen Organs der Stylommatophoren. Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss. 1895.

Drüsengruppe zusammenzustellen, doch ist in Folge der mangelhaften Kenntnisse von diesem Gegenstande Manches wenigstens zweifelhaft geblieben. Das Resultat dieser Zusammenstellung, »dass alle Weichthiere zweierlei Speicheldrüsen besitzen und zwar: 1) pharyngeale, 2) ösophageale« ist etwas einzuschränken, da weder die Lamellibranchien, noch die Scaphopoden[1] eins der beiden Drüsenpaare und die Chitoniden nur das erstere aufweisen, dagegen wird für die Gastropoden allerdings der Besitz beider Drüsenarten die Regel sein, ich will dieselben aber lieber als Buccaldrüsen und Speicheldrüsen bezeichnen.

Das Epithel dieser Drüsengruppe nun zeigt typisch den Bau, den wir von den Drüsen des Ektoderms kennen lernten: Zusammensetzung aus drüsigen Elementen und Stützzellen, freilich ist es bei den Speicheldrüsen manchmal nicht ganz leicht, die Stützzellen zwischen den großen, körnigen und dunkelgefärbten Drüsenzellen zu erkennen, woher sie auch oft übersehen worden sind, doch wenn man danach sucht, so wird man sie gewiss immer finden, wie ich sie in mehreren Fällen (Gibbula, Natica etc.) gefunden habe. Bernard hat sie bei Valvata deutlich abgebildet[2].

Bei Solenogastres habe ich vier Formen von Schlunddrüsen unterschieden[3], und bei Gastropoden sind, wie erwähnt, meist zwei Arten aus einander zu halten. In den ältesten Gattungen zeigen die Buccaldrüsen die Form von dorsal von der Radula gelegenen Säcken[4], deren Epithel oft deutliche Methylenblaufärbung annimmt und daher wahrscheinlich von muköser Art ist, während die langgezogenen, oft verzweigten Speicheldrüsen eine ähnliche Farbenreaktion zeigen, wie die viskösen Hautdrüsen. Noch bei Litorina sind die Buccaldrüsen ähnlich wie bei den Rhipidoglossen: vom Anfange der Mundhöhle zieht an der vorderen und oberen Wand derselben ein breiter, durch zwei Falten seitlich begrenzter Drüsenstreifen nach hinten und ventral findet sich ein ähnliches muköses Epithel, das sowohl die Dorsalwand des Anfangstheiles der Radulascheide, als auch die ventrale Schlundwand hinter der letzteren bekleidet. Nach der Lage und mukösen Beschaffenheit des Sekretes dürften diese Drüsen nur die Bedeutung haben, bei den Bewegungen der Radula das gegenüber liegende Epithel vor Verletzungen zu bewahren.

---

[1] Bei Dentalium sind die pharyngealen nur angedeutet; die »Backentaschen« sind nichtdrüsig und liegen vor der Mundhöhle.

[2] Recherches sur Valvata piscinalis. Bull. sc. Fr. Belg. XXII.

[3] Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 287.

[4] Wegmann, Hist. nat. des Haliotides. Arch. Zool. exp. gén. II, 2. »poches linguales« Taf. XV, Fig. 1—2 *p*.

Actaeon, diese Übergangsform zu den euthyneuren Gastropoden, hat unmittelbar an der Mundöffnung[1] subepitheliale Mucusdrüsen, wie solche auch bei anderen Bulliden, z. B. Philine aperta, vorkommen; dieselben haben jedenfalls die Aufgabe, die Mundöffnung bei den Bewegungen des Pharynx vor Beschädigungen durch Reibung zu schützen. Ihnen schließt sich eine mächtige Drüse an, die aus großen subepithelialen Zellen von ähnlicher Reaktion wie die eigentlichen Speicheldrüsen besteht, dieselben münden in den Anfangstheil des Schlundes, den sie oben und seitlich umgeben, nicht, wie PELSENEER angiebt[2], in zwei Ausführungsgänge. Jede der beiden schlauchförmigen Speicheldrüsen besteht aus einem hauptsächlich drüsigen Endtheile, der aus großen, ziemlich unregelmäßig geformten Drüsenzellen mit großen ovalen Kernen und sehr dünnen Stützzellen zusammengesetzt ist, und einem gleichfalls secernirenden Ausführungsgange, dessen Epithel schmale und hohe Drüsenzellen mit noch schmäleren, wimpernden Stützzellen bilden.

Es fragt sich nun beim Vergleich mit den Drüsen der Prosobranchien, ob die Drüsenmasse an dem Anfangstheil des Schlundrohres von Actaeon den Buccaldrüsen der letzteren homolog ist, was nach BABOR's Zusammenstellung angenommen werden müsste. Das ist unzweifelhaft unrichtig, denn die Buccaldrüsen liegen hinter dem Kiefer der Radula gegenüber, die bezeichnete Drüse von Actaeon dagegen vor der Mundhöhle und vor einer Andeutung des Kiefers. Namentlich eine Berücksichtigung des Verhaltens von Haminea hydatis, wo dieselbe Drüse vor dem deutlich entwickelten Kiefer gelegen ist, während das der Radula gegenüber liegende Schlundepithel unzweifelhaft drüsig ist, beweist zur Genüge, dass jene Drüse der Bulliden mit den Buccaldrüsen nicht homolog ist, daher will ich sie als Lippendrüse bezeichnen. Wenn die Mundsegel auch als Lippen angesehen werden, was in manchen Fällen ganz wohl berechtigt ist, so kann man ihren Drüsen die Lippendrüse als Oberlippendrüse gegenüberstellen.

Ohne auf diese Drüsen von Pulmonaten näher eingehen zu wollen, möchte ich nur erwähnen, dass diese Schnecken ganz allgemein die Mundsegel mit ihren Nerven und Drüsen — bald außerhalb des Mundes, bald in diesen mehr oder weniger eingezogen — haben dürften und außerdem auch in verschieden starker Ausbildung eine Drüse in der Oberlippe; mir scheint, man wird durch einen Vergleich mit den Bulliden veranlasst sein, beide Drüsen auch hier aus einander zu halten.

---

[1] Außerhalb des Schlundrohrs in den Mundsegeln finden sich außerdem die früher erwähnten subepithelialen Hautdrüsen.

[2] Recherches sur divers Opisthobranches. Fig. 8.

Die Gesammtheit der bisher genannten Drüsen kann man als stomodäale oder Schlunddrüsen bezeichnen. Im Gegensatz zu ihnen zeigt die Vorderdarmdrüse, die ursprünglich allen Molluskenklassen eigen sein dürfte, da sie stark entwickelt bei Chitoniden und vielen Gastropoden, deutlich bei Scaphopoden und Nuculiden vorkommt und auch den Cephalopoden nicht fehlt, niemals eine Zusammensetzung des Epithels aus Drüsen- und Stützzellen, die letzteren fehlen stets, wie ich an einer Reihe von Prosobranchien gesehen habe. Diese Drüse halte ich demnach für eine entodermale.

Die Grenze zwischen dem Stomodäum und dem entodermalen Vorderdarm scheint nicht immer ganz deutlich zu sein, doch kann man bei Haliotis mit großer Wahrscheinlichkeit die von Wegmann[1] dargestellten Klappen, auf denen das aus Stütz- und Drüsenzellen bestehende Epithel des Stomodäums aufhört, als solche Grenze bezeichnen. Ganz ähnlich verhält es sich bei Chitonen.

Eben so wie in der Vorderdarmdrüse besteht auch das Epithel der Leber niemals aus Stütz- und Drüsenzellen; wenn auch die Zellen nicht alle gleichartig zu sein brauchen, so stehen doch die verschiedenen niemals zu einander in einem solchen Verhältnis, wie die Stützzellen der Oberhaut zu den drüsigen Elementen, es sind entweder Zellen mit verschiedenen Sekreten oder Ersatzzellen, die zwischen den anderen vorkommen können.

Im Epithel des Darmes selbst finde ich, namentlich bei höheren Prosobranchien, häufig in größerer oder geringerer Anzahl Sekretzellen eingestreut, die viel Ähnlichkeit mit den Becherzellen der Oberhaut zeigen. Hierdurch wird das Darmepithel dem äußeren Epithel ziemlich ähnlich, so dass man für die Bekleidung des Darmes selbst nicht einen solchen Unterschied gegen das Epithel der Oberhaut konstatiren kann, wie er für die drüsigen Anhangsorgane desselben, die Vorder- und die Mitteldarmdrüse, ohne Zweifel Geltung hat.

---

[1] l. c. Taf. XV, Fig. 2 *v* und *v'*.

Typische Mesodermdrüsen sind: 1) die Nieren, 2) die Pericardialdrüsen, 3) die Keimdrüsen mit einem größeren oder geringeren Theile ihrer Ausleitungswege. Nieren und Pericardialdrüsen, die beide Exkretstoffe produciren, haben meist ein Epithel, das nur aus einer Zellart besteht, Stützzellen fehlen immer. Dagegen zeigen die epithelialen Elemente in den Keimdrüsen eine entfernte Ähnlichkeit mit Stützzellen und Drüsenzellen, wenn man den letzteren die Eier, den ersteren die Follikelzellen vergleicht, aber die Ähnlichkeit bleibt doch nur ziemlich oberflächlich.

Von erheblichem Interesse an diesen mesodermalen Drüsen ist nur das Verhältnis der Ausführungsgänge der Keimdrüsen in der von mir behandelten Frage, in wie weit die Beschaffenheit des drüsigen Epithels gestattet, die Grenze zwischen Derivaten der äußeren Haut und dem mesodermalen Antheil festzustellen. Mit den Angaben über diese Drüsen muss man erklärlicherweise sehr vorsichtig sein, da bisher wohl noch Niemand dem Vorhandensein oder Fehlen von Stützzellen so besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, und daher will ich nur einige Fälle als Beispiele anführen, die ich aus eigener Anschauung kenne. Da ist zunächst die Schalendrüse der Solenogastres, der drüsige Endtheil der sog. Kloakengänge, zu erwähnen; in ihr habe ich stets zwischen den Drüsenzellen von viskösem Charakter Stützzellen aufgefunden. In dem übrigen Theil der Kloakengänge ist das Epithel zum größten Theile nichtdrüsig, doch findet sich hin und wieder an der vorderen Umbiegung eine Drüse, die ich namentlich bei Myzomenia untersucht habe. Das Epithel derselben enthält keine Stützzellen, sondern besteht aus einer Zellart, die recht wesentlich von den Drüsenzellen der Schalendrüse verschieden ist. Ich denke, es liegt ungemein nahe, anzunehmen, dass zwischen diesen beiden Drüsen die Grenze des ektodermalen und mesodermalen Antheils der Kloakengänge verläuft.

Bei Chitoniden ist bekanntlich die Keimdrüse vom Pericardium getrennt, daher werden die Keimstoffe nicht mehr durch das Pericardium und die in Nieren umgewandelten Homologa der Kloakengänge entleert, sondern durch besondere Röhren, die im weiblichen Geschlecht zum größten Theile drüsig sind. Diese Drüse zeigt wiederum eine Zusammensetzung aus Stützzellen und Drüsenzellen, sie ist gegen den nicht drüsigen Anfangstheil der Ausführungsgänge ganz scharf abgegrenzt. Auch hier glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass der drüsige Theil der

Geschlechtswege durch Einstülpung von der Haut her gebildet worden ist.

Wieder ganz verschieden ist das Verhalten bei den Prosobranchien, da ursprünglich — wahrscheinlich durch Platzen — die Keimstoffe, da ein besonderer Ausleitungsgang fehlt, in die rechte Niere und durch sie nach außen gelangen. Allmählich bildet sich diese Niere als solche zurück und dient dann nur noch als Ausleitungsgang für die Eier und Spermatozoen. Diese Umbildung dürfte schon bei den höheren Rhipidoglossen geschehen sein, da die Neritiden nach Haller einen »Uterus« besitzen sollen, wie er von diesem Zoologen auch bei höheren Prosobranchien beschrieben worden ist. In welcher Weise ist nun diese Umbildung vor sich gegangen und wie verhält sich der Ausführungsgang höherer Prosobranchien zu der Niere der Zygobranchien? Mir scheint, dass der anatomische Bau dieses Ganges, wenigstens im weiblichen Geschlecht, gestattet, diese Frage zu beantworten. Ich habe diese Verhältnisse bei den beiden Ianthina-Arten untersucht, deren Hautdrüsen ich früher beschrieben habe. Hier finde ich den äußeren Theil des Uterus von einer mächtigen Drüse gebildet, die eine große Ähnlichkeit mit der Schalendrüse von Neomenia zeigt, so dass ich nicht zögere, dieselbe gleichfalls als Schalendrüse in Anspruch zu nehmen. Weiter hinten schließt sich daran eine andere Drüse, zuerst dorsal von der ersteren, später um das ganze Lumen des Ganges herum. Diese hintere Drüse zeigt die Farbenreaktion der Mucusdrüsen, so dass sie jedenfalls als Schleim- oder Eiweißdrüse zu bezeichnen sein wird. Diese beiden Drüsen, die zusammen den sog. Uterus bilden, bestehen aus Stütz- und Drüsenzellen. Auf das Hinterende der hinteren Drüse folgt, ganz scharf abgesetzt, ein bedeutend erweiterter Abschnitt, mit niedrigem, pigmentführenden Epithel, der eigenthümliche, unregelmäßig geformte Aussackungen aufweist. Mir scheint dieser Theil eine ganz bedeutende Ähnlichkeit mit der rechten Niere von Haliotis zu besitzen, nur ist er viel kleiner; dass das Pigment noch einen Rest von Exkretion andeutet, halte ich für nicht unwahrscheinlich. Jedenfalls erscheint es mir überaus einleuchtend, dass dieser Abschnitt mit dem niedrigen, pigmentirten Epithel, und nur dieser allein, der rechten Niere von Zygobranchien homolog ist, während der ganze »Uterus« mit seinen Drüsen durch Einstülpung oder Abschnürung von der Mantelhöhle her entstanden ist.

Ähnlich wie bei Ianthina dürften sich die Ausleitungswege der Keimdrüse bei den meisten höheren Prosobranchien verhalten. Von der zwitterigen Valvata giebt Bernard[1] an, dass die Prostata, sowie die Eiweißdrüse Stützzellen zwischen den Drüsenzellen besitzen, dagegen soll merkwürdigerweise die Schalendrüse keine Stützzellen, sondern nur Drüsenzellen enthalten, eine Angabe, die um so mehr mit Misstrauen aufzunehmen sein dürfte, als Bernard in diesen Zellen öfters zwei Kerne gesehen zu haben glaubt — sollte nicht der eine von diesen zu einer Stützzelle gehören?

Merkwürdig ist, mit dem beschriebenen Verhalten verglichen, die Art, wie bei Pulmonaten — so weit ich bisher untersuchen konnte — die Ausführungsgänge der Zwitterdrüse beschaffen sind, da eine Beziehung zu denen der Prosobranchien, von welchen sie doch jedenfalls abzuleiten sind, sehr unklar erscheint. Von Drüsen sind bei Stylommatophoren Prostatadrüsen vorhanden, die ich bei Limaciden eben so sehe, wie sie Brock[2] abgebildet hat; von einer Differenzirung von Drüsen- und Stützzellen ist nichts wahrzunehmen. Auch in den fingerförmigen Drüsen von Helix pomatia kann ich keine Stützzellen entdecken, sondern nur ziemlich hohe und schmale Drüsenzellen mit ovalen Kernen in der basalen Zellhälfte. Danach würde man anzunehmen haben, dass diese Drüsen nicht ektodermaler Herkunft sind. In der That stimmt das vollkommen mit der ontogenetischen Entwicklung überein, wie sie von Brock[3] dargestellt worden ist; auch danach soll die Anlage der Ausleitungswege, die ursprünglich von derjenigen der Zwitterdrüse getrennt ist, ohne Betheiligung einer ektodermalen Einstülpung nach außen durchbrechen. Ob nun der ganze mesodermale Ausführungsgang der rechten Niere der Zygobranchien homolog zu setzen ist, das dürfte gegenwärtig kaum mit Sicherheit zu entscheiden sein. Auch hier wird die vergleichende Anatomie der Zwischenformen jedenfalls das klarlegen, was die Entwicklungsgeschichte bisher nicht hat leisten können.

So weit es diese allerdings noch dürftigen Beispiele, die immerhin gewissermaßen als Stichproben dienen können, erkennen lassen, wird in der That meine Voraussetzung, dass die Drüsen der Oberhaut und ihrer Derivate durch ihre Zusammensetzung aus Drüsen- und Stützzellen als solche zu erkennen und von den entodermalen und mesodermalen Drüsen zu unterscheiden sind, zutreffend sein. Wenn sich das auch weiterhin als richtig herausstellen wird, was mir äußerst wahrscheinlich ist, so wird dieses Merkmal — ohne Zuhilfenahme ontogenetischer Untersuchungen — gestatten, in sehr einfacher Weise die Frage zu beantworten, wie viel an den inneren Organen der Mollusken phylogenetisch von der Oberhaut her, durch Einstülpung oder Abschnürung, entstanden ist. Das »phylogenetisch« will ich besonders betonen, da es mir gar nicht undenkbar ist, dass gelegentlich einmal die Ontogenie der Organe einen anderen Weg einschlagen kann, wie es mir zwar von Mollusken nicht bekannt ist, wofür aber die Vorgänge bei gewissen Theilungs- und Knospungserscheinungen anderer Thiergruppen Beispiele abgeben, bei denen das Endresultat auf ganz andere Weise als gewöhnlich erreicht wird. Und im Zusammenhang damit muss ich dann noch hervorheben, dass ich nicht das äußere Keimblatt der Molluskenlarve, sondern lediglich das die Oberfläche des ausgebildeten Thieres bekleidende Epithel und seine Derivate, wie sie sich bei vergleichender Betrachtung darstellen, hier in Gegensatz zu den von Anfang an der Anlage nach getrennten und dem Bau nach verschiedenen inneren Organen stellen will, wenn ich auch dem Herkommen gemäß von einem Ektoderm, Entoderm und Mesoderm gesprochen habe, wofür vielleicht Hautsystem, Darmtrakt (mit Ausschluss von Stomodäum und Proktodäum) und Urogenitalorgane (mit Ausschluss von Ausführungsgängen, so weit sie von der Haut hergebildet sind) gesetzt werden könnte, wenn man nicht gewöhnt wäre, diese äußeren Theile des Darmtractus und der Urogenitalorgane statt im Zusammenhang mit der Oberhaut vielmehr in solchem mit den Organen zu betrachten, zu denen sie in physiologische Beziehung getreten sind.

---

[1] Recherches sur Valvata piscinalis. Bull. sc. Fr. Belg. XXII.

[2] Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. Fig. 21.

[3] l. c.

Göttingen, im Januar 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

dh, rechte Hypobranchialdrüse; *dve*, rechtes abführendes Kiemengefäß; *gm*, Glandulae mucosae; *gma*, Lippendrüse; *gmi*, hintere Mucusdrüsen der Byssushöhle; *gpa*, vordere Fußdrüse; *gv*, Glandulae viscosae = Byssusdrüse; *k*, Kieme; *m*, Mantel; *n*, Nerven; *pf*, Byssusfalten; *pg*, Sohle = Byssushöhle; *pr*, vordere Fußrinne; *r*, Enddarm; *rp*, Fußretraktoren; *sh*, linke Hypobranchialdrüse; *so*, Sinnesorgan; *sp*, Mantelnaht.

Tafel XXXI und XXXII.

Fig. 1. Schnitt durch die Hautwarzen am Fuße von Haliotis tuberculata.
Fig. 2. Zellen der Sohlendrüse von Haliotis. Seibert V, 3.

Fig. 3. Becherzelle aus der Haut von Haliotis. SEIBERT V, 3.

Fig. 4. Querschnitt durch die vordere Fußdrüse von Haliotis. SEIBERT III, 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüsen desselben Thieres. SEIBERT I, 0.

Fig. 6. Querschnitt durch die rechte Kieme und Hypobranchialdrüse von Emarginula elongata. SEIBERT I, 0.

Fig. 7. Querschnitt durch das mediane Mantelgefäß (*vm*) von Gibbula mit Drüsenepithel. SEIBERT III, 0.

Fig. 8. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüsen desselben Thieres. SEIBERT III, 0.

Fig. 9. Querschnitt durch die Lippendrüse von Zizyphinus. ZEISS a*, SEIBERT 3.

Fig. 10. Querschnitt durch den Blindsack der Lippendrüse von Lacuna. SEIBERT III, 3.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Fuß von Bythinia. SEIBERT I, 1.

Fig. 12. Manteldrüse von Calyptraea sinensis.

Fig. 13. Querschnitt der Hypobranchialdrüse von Velutina. SEIBERT III, 0.

Fig. 14. Zellen der Lippendrüse von Ianthina communis. SEIBERT V, 0.

Fig. 15. Zellen der Trichterdrüse desselben Thieres. SEIBERT V, 0.

Fig. 16. Querschnitt durch den Trichter desselben Thieres. ZEISS a*, SEIBERT 1.

Fig. 17. Querschnitt durch den gefalteten Theil des Fußes von demselben. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 18. Eine Falte, stärker vergrößert. SEIBERT V, 1. *a*, Drüsenzellen aus einer solchen. SEIBERT V, 3.

Fig. 19. Theil eines Schnittes durch die Hypobranchialdrüse von Ianthina communis. SEIBERT III, 1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Trichter von Ianthina exigua. SEIBERT I, 0.

Fig. 21. Querschnitt durch den gefalteten Theil des Fußes von demselben Thiere. SEIBERT I, 0.

Fig. 22. Theil eines Schnittes durch die Hypobranchialdrüse und das angrenzende Drüsenepithel von Ianthina exigua. SEIBERT III, 1.

Fig. 23. Schnitt durch die Hypobranchialdrüse von Actaeon. SEIBERT I, 1. *neph*, Niere.

Fig. 24. Theil der Drüse im unteren Mantellappen von demselben. SEIBERT V, 1.

Fig. 25. Theil der Mucusdrüse im Mantel desselben. SEIBERT V, 1.

Fig. 26. Querschnitt durch die vordere Fußdrüse von Arca noae. ZEISS A mit abgeschraubter Endlinse, 2.

Fig. 27. Querschnitt durch den Byssuswulst desselben Thieres mit einem soeben erzeugten Byssus. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 28. Querschnitt durch den hinteren Theil der Byssushöhle von Arca tetragona. SEIBERT III, 0.

Fig. 29. Theil eines Querschnittes von Avicula tarentina durch den äußeren Theil der Byssushöhle. SEIBERT I, 1.

Fig. 30. Theil eines parallelen Schnittes durch die Enden der Byssusfächer. *gmb*, Drüsen an den mittelsten Byssusfächern. SEIBERT I, 1.

Fig. 31. Ein ähnlicher Schnitt von Modiolaria marmorata. SEIBERT I, 3.

Fig. 32. Epithel der Hypobranchialdrüse von Nucula nucleus. SEIBERT V, 0.

Fig. 33. Drüsenzelle aus dem Fuße von Dentalium. SEIBERT V, 1.

Fig. 34. Muköses Drüsenepithel im Mantel von Dentalium. SEIBERT V, 1.

Fig. 35. Hypobranchialdrüse desselben (*hp*). Querschnitt. (Die Mantelhöhle ist von Cirren erfüllt.) SEIBERT I, 1.

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

III. Die Sehorgane der Hirudineen.

Von

Dr. Richard Hesse,
Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XXXIII und XXXIV.

Die vorliegende Arbeit wurde ursprünglich begonnen, um meinen Untersuchungen »über die Organe der Lichtwahrnehmung bei den Lumbriciden« durch vergleichende Heranziehung der Egelaugen eine weitere Stütze zu schaffen. Dieses Ziel ist aber später in den Hintergrund getreten gegenüber den sonstigen Ergebnissen, die sich im Verlaufe der Arbeit herausstellten.

Die Augenflecke auf den ersten Segmenten der Hirudineen sind für einige Arten, bei denen sie nicht durch dunkles Körperpigment verdeckt werden, sondern sich deutlich von dem hellen Untergrund abheben (Nephelis, Clepsine), schon lange bekannt; man sprach sie auch schon sehr frühe für Augen an, und gab dieser Auffassung in der Benennung jener Egel als Hirudo octoculata, sexoculata, bioculata Ausdruck. Freilich konnte sich dies Urtheil, so lange der feinere Bau der Gebilde nicht erforscht war, nur auf Gestalt, Lage und Stätigkeit des Vorkommens stützen [»formam situmque oculorum habent« BERGMAN 1788 (3)], Beweismittel, welche durchaus keine überzeugende Kraft besaßen. Daher traten früh Zweifel auf, ob diese Flecke wirklich Augen seien, und schon BERGMAN (3) sagt: »Nollem pro oculis ea habere, cum nondum experientia constiterit, an vermes oculis instructi sint«.

Das Interesse an diesen Augenpunkten nahm bedeutend zu, als es gelungen war, auch bei dem vielgebrauchten und daher der Untersuchung näher liegenden medicinischen Blutegel solche nachzuweisen. Dies geschah 1805 durch BRAUN (8), und im Jahre 1816 hat JOHNSON (12)[1], ohne von BRAUN's Funde

---

[1] JOHNSON sagt p. 29 Anm.: »In Hirudo medicinalis and H. sanguisuga, no notice has been before taken of an organ of vision.«

Kenntnis zu haben, die Augenflecke selbständig entdeckt. BRAUN schreibt, dass bei Öffnung jener schwarzen Flecke so viel einer schwärzlichen Flüssigkeit herausfließe, als sich in dem kleinen erhabenen Abschnitte, der über die umgebende Haut hervorragt, hatte aufhalten können; doch konnten die Nachuntersucher (KUNTZMANN, BRANDT) diese Angabe nicht bestätigen.

Auch die eingehenderen Untersuchungen über den Bau der Augenflecke von Hirudo, die ERNST HEINRICH WEBER (28) 1827 veröffentlichte, förderten unsere Kenntnis dieser Organe nicht beträchtlich. Dieser Forscher beschreibt die Augen als cylindrische Gebilde, die sich warzenförmig etwas über die Oberfläche der Haut erheben, und sich mit ihrem anderen Ende ein Stück ins Innere des Thieres erstrecken; die äußere Oberfläche ist von einer konvexen, glänzenden, durchsichtigen Haut (Hornhaut) überzogen; unter dieser liegt »eine schwarze Platte, welche vielleicht eine Blendung vorstellt«; der untere Theil der Cylinder enthält dieses schwarze Gebilde nicht. — Etwa zu gleicher Zeit beschreibt DE BLAINVILLE (4) die Augenflecke, bringt aber keine wichtige Mittheilung über ihren Bau und meint schließlich: »es ist nichts weniger als sicher, dass diese Organe den Bau von Augen haben«. — BRANDT's (7) Untersuchungen, die 1829 veröffentlicht wurden, gehen über die beiden vorigen nur in so fern hinaus, als »ein Gefäß eben so wie ein Nervenfädchen mit Bestimmtheit im Auge zu verfolgen« war. BRANDT kann die als Augen beschriebenen Theile nur für Gesichtswerkzeuge halten, und stützt diese Ansicht auf den »eigenthümlichen augenähnlichen Bau« und ferner auf die sehr richtige Überlegung, dass »man nicht gerade genöthigt ist, ein Sehvermögen wie das der höheren Thiere ihnen zuzuschreiben«; vielmehr erscheint beim Egel die Funktion der Augen auf bloße Lichtempfindung und Wahrnehmung von Gegenständen beschränkt. Diese Auffassung des »Sehens« bei den niederen Thieren zeichnet BRANDT's Erwägungen vor denen seiner Vorgänger aus.

WAGNER (27) war der Erste, der in den Pigmentcylindern von Hirudo medicinalis einen Inhalt erkannte: besonders deutlich an den großen Mittelaugen glaubte er einen wirklichen Glaskörper zu sehen, der von der becher- oder glockenförmigen Choroidea umgeben wird; zu den Augen treten deutlich Nerven vom Hirnganglion, welche die Choroidea durchbrechen. — Die Untersuchungen LEO's (13, 1835) über die Augenflecke von Piscicola und die BOURJOT's (6, 1840) über das Blutegelauge brachten nichts Neues über diese Organe. — FRITZ MÜLLER (21, 1844), der die »Augen« bei Aulastoma, Nephelis, den Clepsinen und Piscicola untersuchte, sagt von diesen, dass sie nicht einfach Pigmenthaufen sind, sondern Kugeln darstellen, deren eine Hälfte durchsichtig, die andere mit Pigment bekleidet ist. — BUDGE (9, 1849) beschreibt das Auge von Clepsine bioculata als eine mit Pigment gefüllte Kapsel, die von einer durchsichtigen Membran umgeben ist und zu der Nerven und Blutgefäße herantreten. — LEYDIG (15, 1849) und TROSCHEL (26, 1850) schildern die Augen von Piscicola als bloße Pigmentflecke, die zum Schmuck dienen.

Bisher hatte man nur Totalpräparate der Egelaugen untersucht, theils am lebenden Thier, theils nach einfachen Präparationen. Man hatte dabei geglaubt, an diesen Organen ähnliche Theile finden zu müssen, wie sie am Wirbelthierauge auftreten. Ein neuer Abschnitt in der Kenntnis der Egelaugen beginnt mit LEYDIG's Arbeit »die Augen und neue Sinnesorgane der Egel« (16, 1861). Indem dieser verdiente Forscher die Augen der verschiedenen Egelarten durch Zerzupfen und Schneiden zerlegte, enthüllte er eine Menge neuer Thatsachen über den feineren Bau dieser Organe. Er erkennt für die

Augen unserer einheimischen Egel folgende gemeinschaftliche Eigenthümlichkeiten: in einer becherförmigen Pigmenthülle, diese theilweise überragend, befindet sich ein Innenkörper, der aus großen, hellen, stark lichtbrechenden Zellen von eigenthümlicher Beschaffenheit besteht; die letzteren ordnen sich um einen Achsenstrang, der sich bei Hirudo als Fortsetzung des an das Auge herantretenden Sehnerven erwies. LEYDIG fand seine Vermuthung, dass die Nerven dieses Stranges mit den hellen Zellen in Verbindung träten, nicht bestätigt; vielmehr endigen sie beim Blutegelauge außen ganz frei und unbedeckt. LEYDIG glaubt an den von ihm neu entdeckten becherförmigen Organen der Egel in den Grundzügen des Baues eine große Ähnlichkeit mit den Augen zu finden, von denen sie sich nur durch das Fehlen des Farbstoffes unterscheiden, und leitet daher die Augen von jenen ab. — Etwas später als diese Arbeit erschienen die wunderschönen Abbildungen der Egelaugen in den »Tafeln zur vergleichenden Anatomie« (17, 1864).

Ganz eigenartig ist die Auffassung des Blutegelauges, die wir bei RANKE (25, 1875) finden. Nach seinen Angaben sollen zwischen der zweiten und dritten Schicht der »Glaskörperkugeln« eine Anzahl birnförmiger kleiner Zellen mit nach außen gerichteten stäbchenförmigen Fortsätzen liegen; diese Zellen, an die sich die das Auge durchziehenden Nervenfasern ansetzen, stellen Ganglion opticum und Netzhaut zugleich vor; die durch Muskeldruck hervorgepressten Glaskörperkugeln würden einen soliden Glaskörper bilden, die darüber ausgespannte äußere Haut wirkt als Cornea und Linse zugleich. Wir hätten somit ein hoch ausgebildetes Sehorgan, dessen lichtbrechender Apparat sogar accommodationsfähig ist. — Den zahlreichen Nachuntersuchern ist es bisher nicht geglückt, RANKE's Ganglion opticum zu finden.

CARRIÈRE's Untersuchungen (10, 1885) bringen nichts Neues zu den Befunden LEYDIG's über das Auge von Hirudo; er kann diese Organe nicht für Augen halten, weil ihr Bau zu sehr von dem aller bekannten Lichtsinnesorgane abweicht. Dagegen hält er die Augen von Clepsine für unzweifelhafte Sehorgane; sie bestehen aus einem halbkugeligen Becher von großen, in der Peripherie pigmentirten Zellen, vor denen eine kugelige, aus kleineren Zellen zusammengesetzte »Linse« liegt; die Zellen jenes Pigmentbechers hält er für Retinazellen.

WHITMAN hat in einer Anzahl von Arbeiten werthvolle Beiträge zur Kenntnis des Hirudineenauges gegeben, und er ist der Erste, der zu einer befriedigenden und auf sichere morphologische Befunde gegründeten Auffassung vom Bau dieser Organe gelangt ist. Jedoch hat er mehrfach in seinen Ansichten geschwankt. In einer ersten Arbeit (29, 1886) spricht er die großen hellen Zellen im Auge der Land- und Wasserblutegel als Sinneszellen an; er stellt ihre Zellnatur durch Nachweis der Kerne sicher, und vermuthet ihre Verbindung mit Nervenfasern; als lediglich dioptrischer Apparat können diese Zellen nicht angesehen werden. In der Nachschrift zu dieser Arbeit wird jedoch die gegebene Deutung ganz aufgehoben. Indem WHITMAN die Lage der Augen im Verhältnis zu den segmentalen Sinnesorganen untersuchte, kam er zu dem Ergebnis, dass die ersteren in den metameren Reihen sich an Stellen fänden, die auf anderen Segmenten durch segmentale Sinnesorgane eingenommen werden, und folgerte daraus die Homologie beider Gebilde. Diesen Zusammenhang suchte er nun auch im Bau der Augen nachzuweisen. Gestützt auf die Thatsache, dass bei den segmentalen Sinnesorganen von Clepsine rings um die Basis der Sinnesknospe und den zutretenden Nerven sich große helle

Zellen finden, die denen des Blutegelauges sehr ähnlich sind, verglich er nun umgekehrt die von den hellen Zellen umgebenen Gebilde in beiden Organen und folgerte, dass sie hier wie dort aus Sinneszellen beständen: der Achsenstrang in den Augen der Blutegel ist nach seiner Ansicht also kein Sehnerv, sondern ein Bündel von Sinneszellen, die freilich von der Epidermis losgelöst und nach innen gerückt sind; in den großen hellen Zellen sieht er Äquivalente der epidermalen Drüsenzellen, die sich ebenfalls aus dem Verbande der Epidermiszellen frei gemacht haben. Diese zunächst einleuchtende Auffassung wurde auch von LANG in sein Lehrbuch der vergleichenden Anatomie aufgenommen. — Später jedoch kam WHITMAN (30, 1889) von dem Irrthum zurück, der in der Betrachtung der »hellen Zellen« als Drüsenzellen liegt; er erkannte in ihnen die Sehzellen, an die die Nervenfasern des Sehnerven herantreten; die Homologie zwischen Augen und segmentalen Sinnesorganen hält er nach wie vor aufrecht, aber er begründete dieselbe morphologisch besser, indem er erkannte, dass die Augen stets noch in mehr oder weniger engen Zusammenhang mit einem solchen Organ stehen, dessen Nerv mit dem Sehnerven bis nahe an das Auge gemeinsam verläuft. Die Gegenwart von Sehzellen ist entscheidend für die Bezeichnung eines Organs als Auge: sie sind bei Hirudo die einzigen Zellen, die vom Sehnerven versorgt werden; ihre Achse steht im Allgemeinen, wenn auch nicht ausnahmslos, parallel mit der Augenachse Clepsine, Branchelliopsis), ihr Kern ist dem Licht zugewendet, der helle stäbchenförmige Theil liegt gegen das Pigment hin. Bei Hirudo stehen die Sehzellen symmetrisch um die axialen Nervenfasern, bei Clepsine und Haementeria liegen sie nur auf der einen Seite des Nerven. Das Pigment ist durchaus kein nothwendiger Bestandtheil eines Auges; es giebt auch pigmentarme (Branchelliopsis) und selbst pigmentlose (Piscicolaria) Egelaugen. — Eine spätere Arbeit WHITMAN's (31, 1893) bestätigt diese Darlegungen und führt sie für Clepsine noch weiter aus: hier wird der Nachweis erbracht, dass das Auge von Clepsine auch seiner Entstehung nach mit dem zugehörigen segmentalen Sinnesorgan auf das engste verknüpft ist.

Unabhängig von WHITMAN kam MAIER (18, 1892) zu ganz ähnlichen Vorstellungen über den Aufbau der Egelaugen; insbesondere erkannte er die Sehzellen bei Hirudo und Aulastomum und wies nach, dass sie direkt mit den Sehnerven zusammenhängen. Ferner untersuchte er auch die Augen von Piscicola, Clepsine und Nephelis, und schildert sie als invertirte Augen, an deren Sehzellen der Nerv von der Öffnung des Pigmentbechers aus herantritt. Bei den Augen von Hirudo und Aulastomum dagegen gelangt der Nerv auf zwei verschiedenen Wegen zu den Sehzellen: ein Hauptast durchbricht den Grund des Pigmentbechers und durchzieht das Auge in seiner Achse, Fasern an die umliegenden Zellen abgebend; ein zweiter Ast läuft an der Ventralseite des Augenbechers lang und verbindet sich mit den an der Becheröffnung gelegenen Sehzellen. — Diesen zweiten Nerven bezieht WHITMAN in einem oben schon angeführten Aufsatz auf das zum Hirudo-Auge gehörige segmentale Sinnesorgan, dessen Zellen vor der Pigmentbecheröffnung liegen. Dieser Zusammenhang wurde später von einer Schülerin WHITMAN's, H. B. MERILL (19, 1895), in der That bei Aulastomum, Macrobdella und Haemadipsa nachgewiesen. — Im Inneren der Sehzellen findet MAIER eine aus modificirtem Plasma bestehende Kapsel, in die sich das Zellplasma gewöhnlich knopf- oder leistenartig einstülpt; diese Kapsel setzt er den Stäbchengebilden in den lichtempfindlichen Zellen anderer Augen homolog.

Schon vorher hatte APÁTHY (1, 1888) sich über die »großen lichten Zellen« der Egelaugen geäußert; er erklärt sie für gleichartig mit den schleimhaltigen Polsterzellen des Körperparenchyms, die in den Augen ihre Funktion gewechselt haben und dem Gesichtssinn dienen — was wohl sicher so aufzufassen ist, dass sie einen Glaskörper zusammensetzen sollen, und nicht so, dass sie Sinneszellen seien.

LEUCKART (14, 1894) giebt eine Beschreibung des Egelauges, die sich hauptsächlich auf Untersuchungen an Hirudo und Haemadipsa stützt. Das Bild, das dieser hervorragende Forscher von der Bildung jenes Organs entwirft, wird wesentlich dadurch beeinflusst, dass es ihm nicht gelungen ist, den Nerven zu finden, der das hintere Ende des Pigmentbechers durchbohrt und das Auge axial durchzieht; er vermag daher den Achsenstrang nicht für einen Nerven, die großen lichtbrechenden Zellen nicht für Sinneszellen zu halten. Dagegen sah er den zuerst von MAIER genau beschriebenen, aber schon LEYDIG bekannten Nerven, der an die vor dem Auge gelegenen Epithelzellen herantritt. Das Auge erscheint ihm demnach als ein Hautsinnesorgan von der Art der »becherförmigen Organe« LEYDIG's, dem in dem Pigmentbecher mit Inhalt noch ein besonderer Hilfsapparat beigegeben ist; dieser steht offenbar im Zusammenhang mit der specifischen Funktion des Organs und dürfte wohl als eine Reflexeinrichtung anzusehen sein, durch die das einfallende Licht auf die vor dem Becher gelegenen Tastzellen zurückgeworfen wird; das Auge würde also das Licht gewissermaßen abtasten. Mit den Untersuchungen von MAIER wurde LEUCKART erst lange nach Niederschrift jenes Theiles seines Parasitenwerkes bekannt: er berichtet über sie in einer Anmerkung, ohne zu den Ergebnissen derselben Stellung zu nehmen.

In seiner Schilderung der Augen eines japanischen Landblutegels, Orobdella, schließt sich OKA (24, 1895) ganz an die von H. B. MERILL gegebene Darstellung des Macrobdella-Auges an. Von Interesse ist, dass auch bei diesem Egel Augen vorkommen, denen das Pigment fehlt.

Ganz neuerdings giebt NAGEL (22, 1896) an, dass zwischen den glashellen Kugeln der Hirudo-Augen »etliche Nervenfasern frei endigen«; es scheint sich jedoch diese Angabe, die den neuesten Befunden widerspricht, nicht auf eigene eingehende Studien zu gründen.

Zur Untersuchung lagen mir folgende Egelarten vor: Piscicola piscium Rös., Branchellion torpedinis Sav., Pontobdella muricata Lam., Pseudobranchellion Margói Apáthy, Clepsine bioculata Bergm., Cl. sexoculata Bergm., Haementeria mexicana Fil., Nephelis octoculata Bergm., Hirudo medicinalis L., Aulastomum gulo Braun, Haemadipsa limbata Gr., Haemad. sylvestris R. Bl., Mesobdella gemmata Blanch. und Xerobdella Lecomtei Frfld.

Davon verdanke ich die Haementeria, sowie die Haemadipsa-Arten und die Mesobdella der Güte des Herrn Professor RAPHAEL BLANCHARD in Paris, Xerobdella hat mir Herr Professor L. v. GRAFF in Graz freundlichst überlassen, Branchellion trat mir Herr Professor LAMPERT in Stuttgart in liebenswürdiger Weise ab, Pontobdella und Pseudobranchellion erhielt ich von der Zoologischen Station in Neapel. Allen diesen statte ich auch hier meinen besten Dank ab.

Technisches: Die heimischen Egel habe ich meist in Sublimat-Eisessig, bisweilen in Pikrinschwefelsäure fixirt; eben so waren Xerobdella, Branchellion und Pseudobranchellion in Sublimat, Pontobdella in Pikrinschwefelsäure fixirt, die übrigen Arten einfach in Alkohol. Zur Färbung erwies sich Hämalaun nach PAUL MAYER als vorzüglich geeignet; in einzelnen Fällen wandte ich auch die BENDA'sche Eisen-Hämatoxylin-Färbung an. Mit Boraxkarmin und Anilinfarben bekam ich keine befriedigenden Färbungen.

Im Folgenden sollen zuerst die Augen der Rhynchobdelliden abgehandelt werden, weil sie den einfachsten Bau zeigen; daran schließe ich die Besprechung der Gnathobdelliden-Augen. Auf die Lage der Augen brauche ich dabei meist nicht näher einzugehen, da dieselbe schon von LEYDIG (16), in neuerer Zeit von APÁTHY (1), WHITMAN (29) und MAIER (18) genugsam geschildert ist.

Die *Augen von Piscicola* mögen hier zuerst besprochen werden, weil unter den Ichthyobdelliden bisher nur bei dieser einen Art genauere Untersuchungen über die Augen gemacht sind. Sie stehen zu zwei Paaren auf der Rückenseite des Mundsaugnapfes, zu fünf Paaren auf dem Endsaugnapf. Die letzteren sind bisweilen bei äußerer Betrachtung nicht sichtbar, weil ihnen das Pigment fehlt; doch findet man dann auf Schnitten Haufen von Sehzellen.

Die Augen bestehen aus einer Anzahl von Sehzellen, die in einem, bei den verschiedenen Augen verschieden geformten Pigmentbecher stecken. In den nach vorn offenen Augen des Mundsaugnapfes zählte ich etwa 20, in den nach hinten geöffneten neun bis zehn Zellen; die Achsen derselben stehen etwa senkrecht zur Becherwandung. Die letztere ist aus Pigmentzellen mit kleinen Kernen zusammengesetzt; der Farbstoff ist in diesen Zellen, wie bei allen Egelaugen, in Form von Körnchen aufgespeichert. Bisweilen konnte ich beobachten, dass sich das Pigment ziemlich weit zwischen die Sehzellen erstreckte.

Die percipirenden Zellen des Auges stehen neben, nie über einander und bilden nur eine Lage. Ihre Gestalt ist meist säulenförmig, bisweilen gleicht sie einem abgestutzten Kegel, dessen breiteres Ende bei den einen der Becherwand, bei anderen der Becheröffnung zugekehrt ist. Dabei ist die Längsachse der Zellen noch nicht doppelt so lang als ihr Querdurchmesser, häufig kaum länger, bisweilen kürzer als dieser (Fig. 1, 3, 4), so dass die Gestalt der Zellen ziemlich plump erscheint, besonders im Vergleich mit den entsprechenden Zellen von Clepsine. Das dem Lichte zugekehrte Ende der Zelle besteht aus einem dichten netzfaserigen Protoplasma, das den etwas länglichen, mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehenen Kern umschließt. Die Zelle zieht sich hier zu einem Nervenfaden aus, und die Nervenfäden der einzelnen Zellen bilden zusammen den Sehnerven, der zum Gehirn läuft. — Das dem Lichte abgewandte Ende zeigt eine andere Beschaffenheit: die ganze Breite der Zelle wird hier eingenommen von einem vacuolenartigen Hohlraum, der durch blattartige, der Zellachse meist parallel verlaufende Scheidewände mehr oder weniger vollkommen in einzelne Abtheilungen getrennt wird. Die Scheidewände springen bald koulissenartig von der Außenwand vor, bald ragen sie weiter ins Innere der Vacuole und verbinden sich mit einander; von ihrer Anordnung giebt ein Querschnitt durch diesen Theil der Sehzellen die beste Vorstellung (Fig. 2). Untersucht man ausgewachsene Egel, so findet man, dass die Scheidewände von der Kernseite her den Hohlraum bis zur Zellbasis durchsetzen (Fig. 1); bei jüngeren Individuen jedoch treten sie nur erst als Falten der Vacuolenwand an der dem Zellkern zugewandten Seite auf, und reichen meist noch nicht bis zur entgegengesetzten Seite der Vacuole (Fig. 3 und 4). Im Inneren der Falten sieht man hier auch ein wenig unverändertes Protoplasma (Fig. 3), das später verschwindet. Daraus können wir schließen, dass die Scheidewände von der Kernseite gegen die Zellbasis vorwachsen. Auch dadurch unterscheiden sich die Sehzellen jüngerer Stücke von denen der älteren, dass bei ihnen in der Umgebung des Kernes mehr Protoplasma vorhanden ist als bei diesen, und dass dasselbe auch die Vacuolen seitlich noch eine Strecke weit umgreift; bei älteren Sehzellen findet sich häufig nur ein geringer Rest von Plasma, weit weniger als in Fig. 1 dargestellt ist.

Die äußeren Wände des Hohlraumes und die inneren Scheidewände bestehen aus einem Plasma, das sich mit Hämalaun dunkler färbt und dichter erscheint als das übrige Zellplasma (Fig. 3); sie sind gegen das letztere durch eine scharfe Linie abgesetzt, und diese scheint einer besonderen Membran zu entsprechen; denn bei Eisen-Hämatoxylinfärbung ist sie dunkler gefärbt als die umgebenden Theile; besonders auffällig erscheint diese Membran im Inneren der Scheidewände, wo sie auf Schnitten als dunkle Mittellinie zwischen dem auf beiden Seiten aufliegenden Plasmabelag zu sehen ist: wir haben es eben hier in Folge der Entstehung der Scheidewände durch Faltung der Vacuolenwand mit einer doppelten Lage dieser Grenzmembran zu thun; doch lassen sich die beiden Lagen nicht mehr unterscheiden. Das von der Membran nach innen zu liegende Plasma lässt eine undeutliche Anordnung senkrecht zur Membran erkennen, doch nicht in der Deutlichkeit und Regelmäßigkeit, dass man auf Schnitten eine Streifung dieser Theile sähe.

Die Vacuolen scheinen beim lebenden Thiere mit Flüssigkeit erfüllt zu sein; doch sieht man an konservirten Augen keine Niederschläge, die aus jener Flüssigkeit herrühren könnten. Jedenfalls kann der Wandbelag der Vacuolen nicht durch einen Niederschlag aus eiweißhaltiger Flüssigkeit entstanden sein. — Zwischen den Augen des Mund- und Endsaugnapfes konnte ich keine Unterschiede im Bau wahrnehmen.

Die Vacuolen der Sehzellen sehe ich als Vermittler der Lichtempfindung an, wie WHITMAN und MAIER. Die Augen von Piscicola sind demnach sog. invertirte Augen, die ihr lichtempfindliches Ende in einem Pigmentbecher bergen, und von deren dem Licht zugewandten Abschnitt sich ein Nervenfortsatz auszieht.

Ganz ebensolche Zellen, wie wir sie in den Pigmentbechern als Sehzellen finden, liegen auch außerhalb der Augen in ziemlicher Anzahl. Sie gleichen jenen im inneren Bau und der äußeren Gestalt und haben wie sie einen Nervenfortsatz. Besonders zahlreich fand ich sie im Mundsaugnapf nahe den Rändern. Es kann kein Zweifel sein, dass auch sie der Lichtwahrnehmung dienen.

Die erste gründlichere Untersuchung der Augen von Piscicola stammt von LEYDIG (16); er erkannte die Sehzellen mit ihren Kernen, nahm aber fälschlich an, dass der Nerv von der Hinterseite des Auges durch den Pigmentbecher hindurch zu diesen Zellen trete. Diesen Irrthum berichtigte MAIER (18), der auch den Bau der Sehzellen genauer schildert. Was MAIER als mittlere Plasmalage beschreibt, entspricht offenbar dem von mir als Membran der Vacuole aufgefassten Gebilde. Das unveränderte Zellplasma umgiebt die Vacuole nicht ringsum, und ich fand es bei ausgebildeten Sehzellen nur auf der einen Seite derselben. Im Inneren der Vacuole vermag ich kein Plasma wahrzunehmen.

Bei *Branchellion torpedinis* gehen in Betreff der Frage, ob Augen vorhanden seien oder nicht, die Angaben der früheren Untersucher aus einander.

Nach SAVIGNY finden sich acht Augen »auf einer queren Linie hinter dem Rande des Saugnapfes angeordnet« — doch hat er diese Angabe mit einem Fragezeichen versehen. Dagegen geben LEYDIG und DE QUATREFAGES übereinstimmend an, dass Augen fehlen. APÁTHY (1) wiederum spricht von drei Paar Augen, die auf einer geraden Linie auf dem fünften Segment des Mundsaugnapfes angeordnet sind — er selbst bezeichnet diesen Fall als eine der beiden Ausnahmen von der Regel, dass einem Körpersomiten nur ein Augenpaar zukommt.

Auf dem vorderen Saugnapfe des konservirten Thieres bemerkte ich, nachdem derselbe mit Xylol durchsichtig gemacht war, ein Paar kleiner dunkelbrauner Pigmentstreifen, die senkrecht zur Medianebene des Thieres stehen und nicht weit von der Ansatzstelle des Saugnapfes (am Ende des ersten Viertels) gelegen sind. Auf Längsschnitten erkennt man dann, dass diesen Flecken nicht Pigmentbecher entsprechen, welche Sehzellen umschließen; man findet keine Augen, wie sie Piscicola hat. Vielmehr bilden jene Pigmentstreifen die Seitenansicht zweier Pigmentwände, die senkrecht zur Körperoberfläche sich in das Muskelparenchym des Saugnapfes einsenken. Diese Wände sind ziemlich dünn und stellenweise unterbrochen; sie bestehen, ähnlich wie die Pigmentbecher der Piscicola-Augen, aus kleinen Zellen, die mit braunen Körnchen erfüllt sind.

Vor und hinter einer solchen Pigmentwand findet sich eine Anzahl großer Zellen, die durch ihr Aussehen an die Sehzellen von Piscicola erinnern (Fig. 5 und 6). Die Gestalt der Zellen ist rundlich oder eiförmig. Ihr der Pigmentwandung zugekehrtes Ende enthält eine oder mehrere große Vacuolen, deren Wände von einer Schicht dunkel färbbaren Plasmas gebildet werden. Diese Plasmaschicht setzt sich gegen das übrige Zellplasma sehr scharf ab, so dass man wohl das Vorhandensein einer feinen Membran, wie bei Piscicola annehmen könnte; doch war eine solche an den mit Hämalaun gefärbten Präparaten nicht nachweisbar. Der Rest der Zelle ist eingenommen von einem hellen, wabigen Protoplasma, das die Vacuolen von allen Seiten umgiebt und auch in die trennenden Scheidewände zwischen den einzelnen Vacuolen eintritt; an der der Pigmentwand abgekehrten Seite der Zelle liegt der große Kern. An einzelnen Schnitten kann man sehen, dass auf dieser Seite die Zelle sich in eine Nervenfaser auszieht. Ich halte nach alle Dem die Zellen für Sehzellen.

Die Sehzellen liegen der Pigmentwand durchaus nicht dicht an, sondern sind durch mehrere dazwischenliegende Muskelzellen von ihr getrennt. Auch an einander schließen sie sich nicht so dicht an, wie die Sehzellen im Piscicola-Auge; immerhin jedoch liegen sie so nahe beisammen, dass man sie als gesonderte Gruppen bezeichnen kann. Solcher Gruppen sind also jederseits zwei vorhanden, je eine vor und je eine hinter der Pigmentwand; die erstere besteht aus zahlreicheren Zellen als die letztere: ich zählte auf einer Schnittreihe vor der Wand acht, hinter derselben drei große Sehzellen. Außerdem fand ich zwei einzelne Sehzellen vor der Pigmentwand, in größerer Entfernung von der dort gelegenen Gruppe. Man kann also hier zwar nicht von Augen, wohl aber von bestimmt angeordneten Sehzellgruppen sprechen.

Außer der Pigmentwand sind noch kleinere Pigmentmassen vorhanden, die sich einzelnen Sehzellen eng anlegen, und zwar an der Seite, die der Pigmentwand zugekehrt ist, also bei den vorderen Sehzellen hinten, bei den hinteren vorn (Fig. 5 rechts oben); es ist aber durchaus nicht jede Sehzelle in dieser Weise ausgestattet.

Die Pigmentwand spielt bei Branchellion eine ähnliche Rolle, wie bei den Augen von Piscicola der Pigmentbecher: sie blendet die Lichtstrahlen, die von einer gewissen Richtung kommen, ab, und lässt nur solche von gewissen anderen Richtungen zu den Sehzellen zutreten: trifft das Licht den Egel von vorn, so werden nur die vor der Wand gelegenen Zellen gereizt, und umgekehrt. So hat das Thier die Möglichkeit, die Richtung, aus der die Lichtstrahlen kommen, wenn auch nur in rohester Weise, wahrzunehmen. Es erinnert diese Art der Blendung durch eine der eigentlichen Sehzelle nicht eng anliegende Pigmentwand an die Verhältnisse, die ich bei Derostoma punctatum beschrieben habe (11, II), wo auch eine ausgebreitete Pigmentmasse die Sehzelle nach einer Seite hin vor Lichtstrahlen schützt.

Bei *Pontobdella muricata* konnte ich, eben so wie frühere Untersucher, eigentliche Augen nicht entdecken. Wohl aber finden sich auch bei diesem Egel zahlreiche Zellen, die man ihrem Baue nach zweifellos als Sehzellen auffassen muss. Diese Zellen (Fig. 8 *a* u. *b*) enthalten in einem wabigen Protoplasma einen großen Kern, der umgeben ist von vacuolenartigen Bildungen besonderer Gestalt: die Vacuolen sind meist langgezogen, bisweilen scharf gebogen oder mit kleinen seitlichen Ausstülpungen versehen; wie bei den vorigen Formen ist nicht eine einheitliche Vacuole vorhanden, sondern mehrere Theile, die durch schmale Zwischenwände von einander getrennt sind; vielleicht ist diese Trennung nicht immer eine vollkommene, so dass auf manchen Schnitten Theile zusammenhängen, die auf den anderen getrennt erscheinen. Die Vacuolen sind wie bei Branchellion von einer besonderen, stärker färbbaren Wand ausgekleidet, und diese setzt sich durch einen scharfen Rand gegen das Zellplasma ab. — An günstigen Schnitten lässt sich auch die Abgangsstelle der Nervenfaser erkennen (Fig. 8 *b*); diese läuft gegen den Ansatz des Saugnapfes hin. Auf der Seite der Zelle, die dem Nervenabgang zuliegt, sind, eben so wie auf den anderen, Vacuolen vorhanden.

Die Sehzellen von Pontobdella übertreffen die aller anderen von mir untersuchten Egel sehr an Größe; ich maß solche, die 85—90 μ im Durchmesser hatten.

Die Sehzellen sind in dem Mundsaugnapf, den ich daraufhin untersuchte, recht zahlreich; ich zählte deren 61 auf einer Seite. Der Saugnapf besteht aus einer muskulösen Kuppel, die außen von einem deutlich abgesetzten drüsigen lippenartigen Rande umgeben wird. Die Sehzellen finden sich zum Theil in dem letzteren (28 von obigen 61), zum Theil in den äußeren Abschnitten des muskulösen Theiles (33 von obigen 61), bis etwa 2 mm vom Rande desselben entfernt. In den drüsigen Saugnapflippen liegen sie zumeist nahe der äußeren Oberfläche; im muskulösen Abschnitte sind sie mitten zwischen die Muskeln eingesprengt, oft weit von der Oberfläche entfernt (Fig. 7 *sz*). Sie sind nicht etwa über den ganzen Saugnapf gleichmäßig verbreitet, sondern jederseits auf einen bestimmten Bezirk von ungefähr 1,2 mm Durchmesser vertheilt. — Auch im Endsaugnapf konnte ich eine Anzahl Sehzellen nachweisen.

Von den Sehzellen von Pontobdella war früheren Untersuchern nichts bekannt. In ähnlicher Weise fand WHITMAN (30) bei anscheinend blinden Egeln Sehorgane, so bei einem japanischen marinen Egel, Branchelliopsis, Augen mit sehr wenig Pigment, bei einem amerikanischen Süßwasseregel, Piscicolaria, nur jederseits eine Sehzelle, ohne Pigment. Ich stimme WHITMAN vollkommen bei, wenn er meint, dass hier von einer Degeneration nicht die Rede sein könne, da diese Sehzellen vollwerthig wären, wie andere auch.

Die Sehzellen der drei untersuchten Ichthyobdelliden gleichen sich vor Allem in der Beschaffenheit der Vacuolen: diese sind nicht einheitlich kugelig, ei- oder stabförmig, wie wir sie bei anderen Egeln noch finden werden, sondern sind meist zu mehreren vorhanden, die durch dünne Scheidewände von einander ganz oder nur unvollkommen getrennt sind. Auch die Beschaffenheit der Vacuolenwandung und die Lage der Zellen im Mundsaugnapf ist bei allen drei Arten dieselbe.

Die Unterschiede zwischen den drei Formen beziehen sich, was die Sehzellen angeht, hauptsächlich auf deren Anordnung. Bei Pontobdella sind die Zellen im Saugnapf, allerdings auf ein beschränktes Gebiet jederseits, verstreut, ohne sichtbare Beziehungen zu einander und zu den einfachen Pigmentzellen des Thieres. Bei Branchellion zeigt dagegen ein Theil der Sehzellen eine unverkennbare Beziehung zu einer Pigmentscheidewand, zu deren Seiten die Zellen so liegen, dass sie ihre von Vacuolen eingenommene Hälfte der Wand zukehren. Bei Piscicola endlich sind an die Stelle der zwei Zellhaufen, die durch eine Pigmentwand getrennt werden, zwei Augenpaare getreten, d. h. zu einem Organ eng verbundene Sehzellen, die in einem Pigmentbecher stecken; die Pigmentbecher dieser beiden Paare kehren sich die Bodenseite zu.

Mit der Beziehung zu pigmentirten Blendvorrichtungen hängt es wohl zusammen, dass bei den beiden letzteren Formen die Sehzellen einen viel deutlicher ausgesprochenen polaren Bau haben: die Vacuolen liegen auf der Seite der Zelle, die dem Pigment zu-, dem Sehnervenabgang abgekehrt ist. Bei Pontobdella dagegen liegen die Vacuolen rings um den Zellkern, auch auf der Seite, wo die Nervenfaser abgeht.

Es ist nun die Frage, welcher Zustand der ursprünglichere ist. Offenbar doch der bei Pontobdella. Er kann doch unmöglich aus dem weiter fortgeschrittenen Verhalten, dem wir bei Piscicola begegnen, durch Degeneration entstanden sein; denn die Degeneration musste sich, eben so wie auf den Pigmentbecher, auch auf die Sehzellen erstrecken, und diese sind hier so gut entwickelt und zahlreich wie bei irgend einem Egel. Ein solch ursprüngliches Verhalten lässt sich mit der allgemeinen Stellung von Pontobdella sehr gut vereinen; so sagt Apáthy (1), dass sich bei dieser Art gewisse Einzelheiten der Organisation finden, die eine ältere phylogenetische Stufe darstellen als selbst Ichthyobdella, in der jener tüchtige Kenner der Hirudineen die älteste Egelform sehen will; sicher ist Pontobdella in manchen Beziehungen ursprünglicher als Branchellion organisirt. Auch die Größe der hier in Betracht kommenden Sehzellen[1] lässt sich gut vereinigen mit der Annahme eines ursprünglichen Zustandes; es ist ja eine Erfahrung, die sich oft wiederholen lässt, dass innerhalb einer Thiergruppe das Durchschnittsmaß der Körperzellen am größten ist bei den niedrigsten Vertretern der Gruppe, während wir bei den höher organisirten kleinere, aber zahlreichere Zellen finden.

Die Anordnung der Sehzellen bei Branchellion giebt uns einen unverkennbaren Hinweis darauf, in welcher Weise aus der ursprünglich ungeordneten Vertheilung der Sehzellen eine Anordnung zu Augen, in dem oben gebrauchten morphologischen Sinne, entstanden ist. Bei Branchellion bildet sich eine Beziehung zwischen Sehzellen und Pigment aus, die noch keine sehr enge ist, die aber auf jeden Fall zu einer weiter fortgeschrittenen Stufe des Sehens führt, indem dadurch zu der Wahrnehmung von Lichtfarbe und -stärke auch noch die Wahrnehmung der Lichtrichtung hinzugefügt wird. Indem sich in einzelnen Fällen die Pigmentzellen hier den Sehzellen eng anlegen, wird schon der höchste Zustand vorbereitet, wie wir ihn bei Piscicola finden: die Zellen legen sich bei diesem Egel nahe an einander und sind von einem Pigmentbecher eng umfasst. — Dabei behalten sie bei Piscicola freilich immer noch ihre ursprüngliche Gestalt und gleichen ganz den im gleichen Thiere frei liegenden Sehzellen. — Einen Schritt weiter geht dann die Augenbildung bei den Clepsiniden, indem hier die enge Zusammenlagerung der Sehzellen im Pigmentbecher einen Einfluss auf ihre Form gewinnt.

---

[1] Die Durchschnittsmaße der Sehzellen sind bei Piscicola 25 × 28 μ, bei Branchellion 45 × 55 μ, bei Pontobdella 85 × 85 μ.

Bei der Besprechung der *Clepsiniden-Augen* stelle ich Pseudobranchellion Margói voran, das nach Apáthy's (2) Untersuchungen den Übergang von den Ichthyobdelliden zu den Clepsiniden vermittelt.

Die *Augen von Pseudobranchellion* sind in der Zweizahl vorhanden; sie bestehen, wie typische Egelaugen, aus einer Anzahl von Sehzellen, die in einem Pigmentbecher liegen. Ihre Entfernung vom Vorderende beträgt etwa 0,55 mm, und die Öffnungen ihrer Pigmentbecher sind nach vorn gerichtet.

Der Pigmentbecher besteht aus kleinen pigmentirten Zellen und umgreift die Sehzellen bis an ihre distalen Ränder (Fig. 9). Die (etwa 10) Sehzellen selbst sind ziemlich schlank säulenförmig (70 : 20 μ); sie sind in einer Lage angeordnet und stehen mit ihren Längsachsen einander parallel; in ihrem fibrillären Plasma enthalten sie einen großen, granulirten Kern, der nach der Öffnung des Bechers zu liegt. Im entgegengesetzten Theile der Zelle, der dem Bechergrunde zugekehrt ist, findet sich eine große Vacuole von etwa eirunder Gestalt. Die Wandung dieser Vacuole besteht aus einer überall gleich dicken Lage dunkel färbbaren dichten Plasmas, das nach außen sich mit einem sehr scharfen Rande gegen das Zellplasma absetzt. An der Wandung bemerkt man eine undeutliche, nicht regelmäßige Querstreifung. Das Innere enthält Mengen granulirter Substanz mit größeren Körnchen untermischt; ich halte dieselben für Gerinnungsprodukte der die Vacuole im lebenden Zustande erfüllenden eiweißhaltigen Flüssigkeit. — Nervenfasern sah ich von den Sehzellen nicht abgehen; doch kann kein Zweifel sein, dass solche von der vom Bechergrunde abgewandten Seite der Sehzellen entspringen, wie bei Piscicola und Clepsine.

Die Sehzellen fügen sich außerordentlich dicht an einander, und auf Querschnitten durch das Auge kann man sehen, wie ihre Ränder mit zackenartigen Vorsprüngen in einander greifen, wenigstens in der Höhe der Kerne; in der Höhe der Vacuolen erscheinen die Zellränder glatt (Fig. 10).

Auch außerhalb der Augen, frei zwischen den Muskeln liegend, finden sich Sehzellen; sie haben eine etwa kugelige Gestalt, mit kurz eiförmiger Vacuole. Diese Form der Zellen erscheint mir als die ursprünglichere, und die Säulenform der zum Auge vereinigten Sehzellen wird wohl durch ihre enge Zusammenlagerung veranlasst sein.

Die *Augen von Clepsine sexoculata* stimmen in den Grundzügen ihres Baues mit denen von Pseudobranchellion überein; sie unterscheiden sich aber von ihnen hauptsächlich in zwei Punkten: es treten erstens weit mehr Sehzellen zur Bildung eines Auges zusammen, woraus es sich wohl auch erklärt, dass die einzelnen Zellen hier schlanker gebaut sind, und zweitens umfasst der Pigmentbecher hier nur die unteren Hälften der Sehzellen.

An jeder Sehzelle (Fig. 11) lassen sich auch hier zwei Theile unterscheiden: der etwas dickere, aus fein fibrillärem Plasma bestehende kernhaltige Theil, der vor der Öffnung des Pigmentbechers liegt, und der im Becher gelegene verschmälerte Theil, der ganz von der langgezogenen, fast stäbchenförmigen Vacuole eingenommen ist. Die Wände der Vacuole bestehen wie bei den bisher besprochenen Formen aus dunkler färbbarem Plasma; sie sind im Stäbchentheil der Zelle nicht von unverändertem Zellplasma umgeben, sondern ihre äußere Grenze fällt mit der Zellgrenze zusammen; da jedoch, wo sich an der Übergangsstelle vom Stäbchentheil zum kernhaltigen Theil Vacuolenwand und Zellplasma berühren, konnte ich eine scharfe Grenze nicht finden (Fig. 11). Der kernhaltige Theil der Sehzellen zieht sich an dem vom Bechergrunde abgewandten Ende in eine Nervenfaser aus; die Fasern aller Sehzellen setzen den Augennerven zusammen; im Verlauf dieses Nerven fand ich kleine stäbchenförmige Kerne, die wohl zu bindegewebigen Hüllzellen der Nervenfasern gehören. — Der Kern der Sehzellen ist grob granulirt und enthält ein deutliches Kernkörperchen.

Der Pigmentbecher besteht aus verhältnismäßig wenigen, großen Zellen mit weitmaschigem, vacuolisirten Plasma; das Pigment, das sie enthalten, ist mit Säuren sehr leicht ausziehbar; die Kerne der Zellen liegen durchweg gegen die konvexe Seite des Bechers hin.

Wie gesagt, wird das Becherinnere ganz eingenommen von den vacuolenhaltigen Theilen der Sehzellen, die dort dicht neben einander stehen und allesammt der Augenachse parallel verlaufen, so dass sie nur eine Lage bilden; ein Schnitt durch den Bechergrund (Fig. 12) zeigt nur die Querschnitte dieser Stäbchentheile, aber keine Kerne oder Plasmakörper von Sehzellen (der einzige Kern, der auf Fig. 12 dort abgebildet ist, kann wegen seiner geringen Größe nicht zu einer Sehzelle gehören; er ist wohl von einer Bindegewebszelle). Die kernhaltigen Theile der Sehzellen dagegen drängen sich vor dem Becher und überlagern sich auch theilweise.

Dass die Blendung durch die Wandungen des Pigmentbechers lediglich die Stäbchentheile der Sehzellen schützt, wogegen das Licht von allen Seiten auf die kernhaltigen, plasmatischen Theile fallen kann, ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass jene die eigentlichen percipirenden Elemente sind, und dass nur das Licht wahrgenommen wird, das jene Vacuolen trifft — denn sonst wäre die Blendungsvorrichtung vollkommen nutzlos. Die Vacuolen sind es, die die Sehzellen zu specifischen Lichtsinnesorganen machen.

Jedes Auge von Clepsine sexoculata steht mit einer epidermalen Sinnesknospe in anatomischem Zusammenhang in der Weise, dass der Nerv jener Sinnesknospe sich mit dem Augennerven vor der Pigmentbecheröffnung vereinigt und mit ihm gemeinsam zum Gehirn weiter läuft. Dieser Zusammenhang wurde von Whitman entdeckt. Auf Fig. 11 ist das dem Auge benachbarte Ende dieses Nerven (*skn*) angedeutet. Doch ist bei unserer Art der Zusammenhang bei Weitem nicht so eng, wie ihn Whitman (31) für Clepsine hollensis abbildet.

Auch freie Sehzellen finden sich bei Clepsine sexoculata, jedoch nur spärlich. Sie sind von nahezu kugeliger Gestalt und enthalten eine etwa eiförmige Vacuole. Auch hier muss die kugelige Gestalt der freien Sehzellen als die ursprünglichere gelten gegenüber der gestreckten Form, die diese Zellen in den Augen zeigen.

Ganz im Gegentheil hierzu finden sich bei Clepsine bioculata sehr zahlreiche verstreute Sehzellen im Parenchym; ich konnte deren auf einer Reihe von Querschnitten vor und neben dem Augenpaare über 30 zählen; außerdem waren auch auf den Körperringen hinter den Augen solche vorhanden. Die Augen selbst sind bei dieser Art denen der Cl. sexoculata ähnlich; nur sind die im Pigmentbecher steckenden Enden der Sehzellen weniger schlank als dort.

Der beträchtliche Unterschied in der Anzahl der freien Sehzellen bei Clepsine bioculata und sexoculata führt uns auf die interessante Frage von der Beziehung dieser Zellen zu den Augen. Wenn bei der Art, die nur zwei Augen besitzt, so viel mehr freie Sehzellen vorhanden sind als bei der mit sechs Augen, so müssen wir erstens annehmen, dass sie das ursprünglichere Verhalten zeigt; denn sie erinnert darin an die phylogenetisch ältere Pontobdella, wo nur freie Sehzellen und keine Augen vorhanden sind. Weiter aber liegt die Annahme nahe, dass bei der zweiten Art mit zahlreicheren Augen desshalb weniger freie Sehzellen vorhanden sind, weil sich die Augen auf Kosten der letzteren gebildet haben, diese also sich zu Augen zusammengelagert haben. Bei Piscicola gleichen ja auch die Sehzellen des Auges vollkommen den frei außerhalb der Augen liegenden; bei Clepsine sind allerdings die Sehzellen der Augen von etwas veränderter Gestalt gegenüber den freien, aber sie gleichen diesen in den Grundzügen des Baues; die Abweichung in der Gestalt lässt sich ungezwungen aus der engen Zusammenlagerung der Zellen erklären. Danach würden also die Augen entstehen durch Zusammentreten von vorher verstreuten Sehzellen.

Gegen diese Auffassung, die schon von MAIER (18) vertreten ist, hat WHITMAN (31) sehr heftigen Einspruch erhoben. Da er den Zusammenhang der Augen mit serial angeordneten Sinnesknospen entdeckt und ihre Stellung in den Reihen dieser Organe bei Clepsine nachgewiesen hat, folgert er die Homologie der beiden und leitet die Augen von jenen Sinnesknospen her. Zum Beweise für diese Annahme weist er darauf hin, dass auch die freien Sehzellen an der Basis der Sinnesknospen gelegen seien, bald in größerer, bald in geringerer Anzahl, und dass sich um diese Sehzellgruppen bisweilen auch Pigment sammle. Dies fasst er als Übergangsstufen von der Sinnesknospe zum Auge auf. Mit dieser Lagebeziehung ist aber durchaus nicht bewiesen, dass die Sehzellen sich aus Zellen der Sinnesknospen entwickelt haben. Es gelang mir übrigens häufig nicht, in der Nachbarschaft der freien Sehzellen bei Clepsine bioculata eine epidermale Sinnesknospe nachzuweisen; die gleiche Erfahrung machte ich bei anderen Egelarten; bei den Ichthyobdelliden vermochte ich nur sehr selten Beziehungen zwischen freien Sehzellen und Sinnesknospen zu finden. Die Sehzellen sind also unabhängig von den Sinnesknospen, und können daher nicht von Zellen derselben abstammen. Auch erscheint mir MAIER's Vermuthung ganz einleuchtend, dass nicht nur die »Tastzellen«[1], sondern überhaupt alle indifferenten Sinneszellen der Clepsinen in Ringen vertheilt seien und nun theils zu Zellen der Sinnesknospen, theils zu Sehzellen würden. Auch müssten ja die Sinnesknospen, wenn sich ihre Zellen theilweise zu Sehzellen umwandelten, in ihrem Bestande sehr geschwächt werden; es erscheinen jedoch diejenigen, die mit den Clepsine-Augen Beziehungen haben, nicht minder stark und eher stärker als die übrigen, was auch für die gleich zu besprechende Haementeria zutrifft. Apáthy (1) sucht allerdings wahrscheinlich zu machen, dass sich hier vier Sinnesknospen zur Bildung des Auges vereinigt haben. — Wenn Apáthy gleichfalls die Ansicht äußert, die Augen seien durch Umwandlung von Sinnesknospen entstanden, so ist dem wenig Gewicht beizumessen, weil Apáthy weder den Aufbau der Augen noch den der Sinnesknospen richtig erkannt hat. — Ich komme am Schlusse der Arbeit nochmals auf die Frage von der phylogenetischen Entstehung der Hirudineenaugen zurück.

---

[1] APÁTHY und neuerdings auch WHITMAN halten diese Sinnesknospen, deren Zellen mit Sinneshaaren versehen sind, für Tastorgane; ich möchte sie, im Vergleich mit den ähnlichen Organen der Lumbriciden, lieber dem chemischen Sinne zuweisen.

Maier (18, Fig. 4) bildet ein Auge von Clepsine sexoculata ab, das viel massigere Zellen zeigt, als das von mir gezeichnete; ich konnte auf meinen Präparaten kein ähnliches finden. Auch vermochte ich kein Plasma nachzuweisen, das die Vacuolen erfüllt. Whitman (31) beschreibt das Auge von Clepsine hollensis und giebt eine Abbildung davon; er zeichnet jedoch im Pigmentbecher zahlreiche über einander liegende Zellen und Zellkerne auch im tiefsten Grunde des Bechers. Das stimmt mit meinen Beobachtungen wenig überein; ich glaube, dass der von ihm abgebildete Schnitt nicht parallel der Augenachse geht.

Viele Ähnlichkeit mit dem Clepsine-Auge zeigt das *Auge von Haementeria officinalis.* Dieser Egel besitzt zwei Augen, die dicht unter der Epidermis liegen, so nahe, dass der obere Rand ihres Pigmentbechers zwischen die Epidermiszellen hineinragt, gerade wie es Whitman (31, Fig. *E*) bei einem rudimentären Auge von Clepsine hollensis abbildet. Die Sehzellen sind sehr zahlreich; ihre Gestalt ist schlank und sie stecken ganz in dem Pigmentbecher; ihre dem Bechergrunde zugekehrten Enden sind von einer langgestreckten Vacuole eingenommen; über den feineren histologischen Bau der Zellen vermag ich nichts Genaueres anzugeben, da der Erhaltungszustand der verarbeiteten Exemplare nicht entsprechend war. Die Zellen stehen hier im Pigmentbecher nur in einer Schicht; ihre Kerne liegen an dem der Becheröffnung zugewandten Ende. Wenn es auf meiner Fig. 13 so aussieht, als ob mehrere Zelllagen über einander vorhanden wären, so ist das darauf zurückzuführen, dass der gezeichnete Schnitt nicht genau der Achse des Auges parallel geht.

Mit dem Auge aufs engste verbunden ist eine starke epidermale Sinnesknospe, deren Sinneszellen mit ihren Zellkörpern bis vor die Becheröffnung des Auges reichen, und deren Nerv, an der Augenöffnung dicht vorbeilaufend, sich mit dem Augennerven verbindet. Für diesen vereinigten Nerven ist es weiterhin bezeichnend, dass er nicht um den unteren Rand des Pigmentbechers herumzieht, sondern die untere Wandung des Bechers, wenn schon nahe dem Rande, durchbohrt. Wir begegnen hier zum ersten Male einem Verhältnis, das bei den Augen der Hirudo-Arten durchweg ausgebildet ist; dass der Nerv die Becherwandung des Auges durchbricht.

Vor der Becheröffnung, in der gemeinsamen Nervenmasse von Auge und Sinnesknospe, bemerkte ich noch einige große, rundliche Zellen, die das Aussehen von bipolaren Ganglienzellen hatten (y in Fig. 13), und ein paar außerordentlich große, grob granulirte, mit großem Kernkörperchen versehene Kerne (x); um letztere konnte ich ein zugehöriges Zellplasma nur in ganz dünner Schicht nachweisen. Von der besonderen Bedeutung dieser beiden Zellgebilde weiß ich nichts anzugeben.

Die Augen von Haementeria officinalis ähneln außerordentlich, besonders was ihre engen Beziehungen zu einer Sinnesknospe der Haut betrifft, denen von Clepsine hollensis, wie sie Whitman (31) abbildet. Neben anderen Ähnlichkeiten fällt es auf, dass auch bei dieser Art der Nerv rings von Pigment umgeben ist; doch gehört bei Clepsine das vom Nerven nach vorn gelegene Pigment zu dem vorderen rudimentären Auge; ein solches ist aber bei Haementeria nicht vorhanden.

Außerhalb des Auges finden sich auch bei Haementeria freie Sehzellen (Fig. 14). Sie liegen zu zwei Haufen vor den beiden Augen, in einiger Entfernung von ihnen; jeder der Haufen besteht aus etwa sechs Zellen. Die Zellen haben nicht die schlanke Gestalt, wie die Sehzellen des Auges, vielmehr sind sie viel kürzer und breiter (vgl. die Figur). Diese Gestalt dürfte die ursprünglichere sein, während die schlanke Form der Sehzellen des Auges auch hier auf die enge Zusammendrängung zurückzuführen ist. Die Vacuolen, deren jede Zelle eine in sich birgt, sind wurstförmig gestreckt, bisweilen zusammengebogen; sie haben eine dunkel färbbare Wandung, die sich scharf gegen das Zellplasma abhebt, und sind von letzterem rings umgeben. Nicht selten konnte ich den Nervenfortsatz dieser Zellen beobachten.

Einige Maße der freien Sehzellen: $48 \times 33\ \mu$; $40 \times 28\ \mu$; $37 \times 16\ \mu$; $33 \times 26\ \mu$.

Die *Augen der Clepsiniden* sind im Bau unter einander sehr ähnlich: in einem Pigmentbecher stecken eine Anzahl schlanker Sehzellen, in einer Schicht neben einander angeordnet; sie kehren stets ihre den Kern enthaltende Seite, wo auch die Nervenfaser entspringt, dem Lichte zu, die mit Vacuolen versehene gegen die Pigmentwandung. Der Bau dieser Augen ist also im Grunde der gleiche wie bei Piscicola; die Unterschiede sind nur bedingt durch die Form der Vacuolen und die äußere Gestalt der Sehzellen.

In den Sehzellen von Piscicola sind die Vacuolen, eben so wie bei Pontobdella und Branchellion, mehrfach verästelt und von Scheidewänden ganz oder theilweise durchsetzt; dadurch wird die Fläche, in der sich Vacuolenwand und Zellplasma berühren, beträchtlich vergrößert; das Zellplasma wird in Folge dessen um so stärker von dem Reize getroffen, der entstanden ist durch Umwandlung der Lichtschwingungen in den Vacuolen. Bei den Clepsiniden sind die Vacuolen einfacher, dafür aber die Sehzellen zahlreicher: durch die Vermehrung der empfindenden Einzelelemente wird hier der Nachtheil aufgewogen, der in der Verkleinerung der Vacuolenoberfläche und der dadurch bewirkten Verminderung der Reizstärke liegt. Ähnliches konnte ich (11, II) für das Planarienauge nachweisen: bei Planaria torva trägt die einzelne Sehzelle bei Weitem mehr Stiftchen als bei Euplanaria; bei letzteren ist dafür die Zellenzahl außerordentlich vermehrt. Die Unterscheidungsfähigkeit des Auges für quantitativ verschiedene Reize dürfte bei zahlreicheren Einzelelementen wohl eine größere sein, als wenn eine geringere Zahl von solchen mit komplicirterem Baue vorhanden ist.

Die Vermehrung der Zellen, die in das Clepsiniden-Auge eingehen, ist wohl auch die Ursache für die Gestaltveränderung, die die Zellen erfahren; wären so plumpe Sehzellen, wie sie das Piscicola-Auge enthält, in größerer Anzahl neben einander angeordnet, so würde der Umfang des Auges stark wachsen und somit die abblendende Wirkung der Seitenwände des Pigmentbechers für die meisten Zellen in Wegfall kommen. Diese Wirkung wird dagegen um so größer, je enger der Becher ist. In solch engem Becher haben aber nur schlanke Zellen in größerer Zahl neben einander Platz. Auch bei den Planarien geht mit der Vermehrung der Sehzellen im Auge eine eingreifende Gestaltveränderung derselben Hand in Hand, wie ein Vergleich des Auges von Planaria torva mit dem von Euplanaria gonocephala zeigt.

Die *Gnathobdelliden* haben Augen, die von denen der Rhynchobdelliden in vielen Stücken verschieden sind. Wir können in ihrer Reihe zwei gesonderte Typen unterscheiden: den ersten, einfacheren Typus finden wir bei Nephelis, den anderen bei den Hirudiniden.

Schon für die äußere Betrachtung weichen die *Augen von*

Nephelis octoculata von denen der Rüsselegel ab, indem ihr Pigmentbecher tiefer und schmäler ist als bei diesen. Er besteht wie dort aus Pigmentzellen, deren Kerne (Fig. 15 *pk*) nach der Außenseite des Bechers zu liegen; nicht alle Sehzellen werden von dem Becher umfasst, vielmehr liegen auch noch einige vor der Becheröffnung.

Die den Becher erfüllenden Sehzellen haben im Ganzen den gleichen Bau, wie wir ihn bisher gefunden haben: der eine Theil der Zelle, der sich in eine Nervenfaser verlängert, besteht aus einem feinfaserigen Protoplasma und enthält den Kern; der andere wird beinahe ganz eingenommen von einer großen, meist ovalen Vacuole (Fig. 15 und 16). Die Wand der Vacuole ist überall gleichmäßig dick und setzt sich mit scharfem Rande gegen das Protoplasma der Zelle ab, von dem sie rings umgeben wird. Die Färbung der Wandschicht mit Hämalaun ist etwas schwächer als die des Plasmas; eine weitere Struktur konnte ich nicht daran erkennen. Im Inneren der Vacuole finden sich häufig fein granulirte Gerinnsel, die sich wohl aus der eiweißhaltigen, die Vacuole erfüllenden Flüssigkeit niedergeschlagen haben. Die Gestalt der Zellen ist im Allgemeinen eirund; doch platten sie sich meist an einander etwas ab, und erhalten dadurch mehr eckige Umrisse.

Die Anordnung der Sehzellen im Auge ist eine ganz andere als bei den Rhynchobdelliden; sie liegen nämlich nicht wie dort in einer Schicht, sondern sind in mehreren Lagen über einander gepackt (Fig. 15 *a* und *b*). Dabei sind sie in ganz ähnlicher Weise wie dort gegen die Becherwandung gestellt: sie kehren ihr stets die Seite zu, in der die Vacuole liegt. Dabei wird bei den in der Tiefe des Bechers liegenden Sehzellen der Kern gegen das Licht gekehrt, und die Längsachse der Zelle steht in der Richtung des einfallenden Lichtstrahls; bei den weiter gegen die Öffnung des Bechers zu gelegenen Zellen sieht der kernhaltige Theil gegen die Becherachse, die Zelle steht mehr oder weniger senkrecht zu dieser Achse; und endlich bei den Zellen, die den Becher vorn überragen, liegt oft die Vacuole dem Licht zu, der Kern gegen das Innere des Bechers. Man würde zu einer ähnlichen Lagerung der Zellen kommen, wenn man den Becher eines Rhynchobdellidenauges, etwa von Piscicola, allseitig so zusammenpressen könnte, dass er enger und tiefer würde: es bliebe dabei die Stellung der Sehzellen gegen die Becherwandung die gleiche, dagegen würde die Lage der Zellachsen zur Augenachse in der oben geschilderten Weise verändert.

Die Sehzellen kehren also ihre Enden, die den Kern enthalten und sich in eine Nervenfaser ausziehen, nach einer Stelle, die etwa in der Mitte des Zellhaufens gelegen ist und von der dann der Augennerv ausgeht. Fig. 15 *a* und *b* stellen zwei benachbarte Schnitte dar, die das deutlich zeigen.

Nicht bei allen Augen liegen die Verhältnisse so verwickelt; je weniger Sehzellen vorhanden sind, um so mehr finden wir in der Anordnung der Zellen und dem Abgang des Nerven Ähnlichkeit mit den Rhynchobdellidenaugen; so zeichnet MAIER (18, Fig. 3) ein rudimentäres Nephelis-Auge, das sehr an die Augen von Piscicola erinnert. Je mehr Zellen jedoch das Auge zusammensetzen, um so mehr wird der Aufbau so, wie ich ihn oben geschildert habe. Wir haben hier einen Übergang zu den Hirudo-Augen mit den zahlreicheren Sehzellen und tiefen Pigmentbechern.

Nicht selten kommt es vor, dass auch im Abgang des Nerven bei dem Nephelis-Auge Verhältnisse vorliegen, die an die der Hirudiniden erinnern. In den meisten Fällen zwar biegt bei den nach vorn offenen Augen der Sehnerv um den Rand des Pigmentbechers herum. Ich konnte jedoch Fälle beobachten, wo er den Becher durchbohrt. Dieser Durchtritt des Nerven durch die Becherwand liegt seitlich, ziemlich nahe am Becherrand (Fig. 16 und 17), ähnlich wie ich es oben für Haementeria geschildert habe. Damit ist zweifellos wiederum eine Annäherung gefunden an das Hirudinidenauge, bei dem der Augennerv zwar stets nahe dem Boden des Bechers dessen Wandung durchbricht, dabei aber häufig nicht in der Achse, sondern seitlich, so dass die hinter der Durchbruchsstelle gelegenen Zellen ihren Nervenfortsatz gegen die Becheröffnung zu schicken müssen.

Das Auge von Nephelis ist nach alle dem nicht schlechtweg als invertirtes Auge aufzufassen; es bildet vielmehr den Übergang von einem solchen zu dem bei den Hirudiniden verbreiteten Typus.

Interessant ist es, das Nephelis-Auge mit dem von Clepsine zu vergleichen. Bei diesem ist die Vereinigung zahlreicher Sehzellen im Pigmentbecher dadurch ermöglicht, dass die Sehzellen eine schlanke Gestalt annehmen und besonders die im Becher selbst gelegenen vacuolenhaltigen Enden sich stäbchenartig ausziehen; dabei ist die einschichtige Anordnung der Stäbchen, die für das Auge gewisse Vortheile bietet, bewahrt. Bei Nephelis dagegen haben die Sehzellen ihre ursprüngliche Gestalt behalten, und die Vereinigung zahlreicher Zellen in einem Pigmentbecher ist auf Kosten der einschichtigen Anordnung ermöglicht.

Die frei im Körperparenchym liegenden Sehzellen, die wir bei Nephelis finden, haben rundliche Gestalt und eine ovale oder rundliche Vacuole (Fig. 18). Sie sind von den Sehzellen des Auges nur in den Umrissen ein wenig verschieden.

Leydig (17) bildet die Nephelis-Augen so ab, dass er den Nerven an den Grund des Pigmentbechers herantreten lässt; wahrscheinlich wurde ihm der übrige Verlauf des Nerven vom Pigment des Bechers verdeckt. — Maier (18) beschreibt das Auge von Nephelis richtig, ohne besonderen Werth auf die mehrschichtige Anordnung der Sehzellen zu legen und die Zwischenstellung zwischen Rhynchobdelliden- und Hirudiniden-Auge zu erkennen. Vom Durchtritt des Nerven durch den Pigmentbecher erwähnt er nichts.

Der *Bau der Hirudiniden-Augen* ist durch die neueren Arbeiten von Whitman (30), Maier (18) und der Merill (19) in seinen Grundzügen festgestellt worden. Wir können die übereinstimmenden Ergebnisse dieser Untersuchungen kurz so zusammenfassen: In dem langgestreckten Pigmentbecher sind zahlreiche, »große helle« Zellen mit kleinen, aber unzweifelhaften Kernen um einen axialen Nervenstrang angeordnet; jede Zelle ist mit einer Nervenfaser des axialen Stranges verbunden; man hat in ihnen also die wahrnehmenden Theile des Auges zu sehen. Der Sehnerv durchbricht im Grunde des Pigmentbechers die Wandung desselben axial oder seitlich. Auf Grund eingehender Untersuchungen kann ich diese Angaben aufs Neue bestätigen; vor Allem muss ich den Hauptpunkt derselben, die Beschaffenheit der »großen hellen« Zellen als Sinneszellen, bekräftigen, da ich häufig die von ihnen abgehende Nervenfaser beobachtete (Fig. 21 und 23).

Nagel (23) behauptet zwar neuerdings wieder, es könne noch nicht als erwiesen gelten, »dass die großen Zellen des Hirudineenauges die percipirenden Zellen seien«. Allerdings muss das vergebliche Bemühen so hervorragender Forscher, wie Leydig und Leuckart, wohl etwas vorsichtig machen. Wenn aber der gleiche Befund völlig unabhängig von zwei Untersuchern (Whitman und Maier) angegeben wird, wenn dann die Nachuntersuchung (Merill) diesen Befund bestätigt, wenn ferner das Ergebnis dieser Untersuchungen so gut übereinstimmt mit den sicher bekannten Verhältnissen bei verwandten Formen, so ist Grund genug vorhanden, jenen Befund für erwiesen zu halten. Und was setzt Nagel an dessen Stelle! Er sagt (22), dass zwischen den großen Zellen des Egelauges »etliche Nervenfasern frei endigen«. Kennt er denn bei irgend einem gut untersuchten Sehorgan freie Nervenendigungen als wahrnehmende Theile? Überall, so weit uns bekannt, sind es Nervenzellen, die in den Augen die nervösen Endorgane bilden. Damit fällt natürlich auch Nagel's Einwand, dass die von mir (11, I) bei den Lumbriciden als lichtwahrnehmende Organe angesprochenen Zellen »mit dem, was man sonst als Organe des Lichtsinns kennt, keine Ähnlichkeit haben«. Ich werde gleich nachher wieder

Gelegenheit haben, auf die große Ähnlichkeit der Sehzellen mancher Hirudiniden mit den von mir bei den Regenwürmern gefundenen Sinneszellen hinzuweisen. — Wenn man sich freilich meiner Annahme anschließt und in diesen Zellen Organe des Lichtsinns sieht, so wird NAGEL's Hypothese, dass der Regenwurm »Wechselsinnesorgane« besitze, beträchtlich erschüttert.

Es bleiben jedoch noch einige strittige Fragen zur Untersuchung. Die erste betrifft die Stelle, wo der Sehnerv den Pigmentbecher durchbricht (ich beziehe mich im Folgenden zunächst auf Hirudo). LEYDIG lässt den Nerven axial in den Bechergrund eintreten, WHITMAN zeichnet ihn seitlich, MAIER's Darstellung stimmt mit LEYDIG überein, die MERILL endlich verzeichnet, dass beide Arten des Nerveneintritts vorkommen, vermag aber nicht anzugeben, ob bei Augen von gleicher Lage der Nerv immer auf die gleiche Art eintritt.

Meine Untersuchungen an einer ganzen Anzahl von Längsschnittreihen haben ergeben, dass bei den beiden mittleren Augenpaaren der Sehnerv stets am Grunde des Pigmentbechers in der Achse austritt — ich sage »austritt«, weil der Nerv seinen Ursprung im Auge hat, da er aus Fortsätzen der Sehzellen besteht —. Bei dem dritten Augenpaare zeigt er meist das gleiche Verhalten; nur einmal fand ich, dass der Durchbruch des Nerven in der nach hinten gekehrten Seitenwand des Bechers nahe dem Bechergrunde gelegen war. Stets ist Letzteres der Fall bei dem vierten und fünften Augenpaare. Diese Unterschiede hängen offenbar zusammen mit der verschiedenen Richtung der Augenachsen: bei den drei mittleren Augenpaaren verlaufen die Achsen der Pigmentbecher theils nahezu parallel der Körperachse, theils unter spitzem Winkel zu dieser schräg nach hinten; der axial austretende Nerv braucht also auf seinem Wege zum Gehirn keine oder doch nur eine geringe Biegung zu machen. Bei dem vierten und fünften Augenpaar dagegen bildet die Augenachse einen rechten bezw. einen stumpfen Winkel mit der Körperlängsachse: hier ist es der nächste Weg zum Gehirn, wenn der Nerv die nach hinten gerichtete Becherwandung durchbricht. Die Entfernung des Nervenaustritts vom Grunde des Pigmentbechers ist häufig eine ziemlich große; bei einem 288 μ tiefen Auge war der Durchbruch des 28 μ dicken Nerven von der vordersten Sehzelle 170 μ, vom Bechergrunde 90 μ entfernt; er lag also vor dem Beginn des hinteren Drittels.

Es ist leicht einzusehen, dass man in Folge dieser Anordnung auf Querschnitten durch den Blutegelkopf einen Nervenaustritt nur schwer zu Gesicht bekommen wird; es muss dann die Austrittsstelle auch bei den hinteren Augen quergeschnitten werden und so der Beobachtung leicht entgehen. Das ist vielleicht der Grund, wesshalb LEUCKART den Nervenaustritt nicht fand, den man auf Längsschnitten fast an jedem Auge beobachten kann.

Innerhalb des Augenbechers verläuft der Sehnerv in der Becherachse; seine Dicke nimmt von vorn nach hinten stetig zu, da er von den ihn umgebenden Sehzellen in seinem ganzen Verlaufe stets neue Nervenfasern empfängt. Nicht oft umgeben die Sehzellen den Nerven nur in einer Lage; man trifft eine solche Anordnung bisweilen bei den schlanken, langgestreckten Augen des mittleren Paares. Viel häufiger jedoch stehen mehrere Sehzellen in einem Querschnittradius, meist zwei oder drei, und zwar am meisten bei den hinteren Augen; diese sind in Folge dessen dicker und kürzer als die vorderen, wie schon WEBER (28) angiebt. Die Anordnung der Zellen ist natürlich nicht streng schichtweise; sondern sie keilen sich zwischen einander ein und bedingen sich gegenseitig in ihrer Lage. Die Nervenfortsätze der Sehzellen nehmen durchaus nicht immer den kürzesten Weg zum axialen Nerven; man kann sie vielmehr oft ziemlich weit zwischen den Zellen hin verfolgen in einer Richtung, die dem Nerven etwa parallel geht; kurz vor dem Nervenaustritt sieht man häufig zahlreiche Nervenfasern zu dem Sehnerven stoßen.

Die Sehzellen, die den Augenbecher erfüllen, enthalten stets eine Vacuole, die den Hauptraum der Zellen einnimmt und das Plasma mit dem Kerne meist auf eine Randschicht beschränkt, von der aus in vielen Fällen ein Plasmaknoten gegen das Innere der Vacuole vorspringt. Doch sind die Zellen nicht durch das ganze Auge hin von gleicher Gestalt. Es wurde schon von früheren Untersuchern (CARRIÈRE, MAIER) angegeben, dass sie gegen die Bechermündung größer sind und des oben erwähnten Plasmaknotens entbehren, der tiefer im Pigmentbecher keiner Zelle fehlt.

Untersucht man aber die Zellen ganz im Grunde des Bechers (Fig. 22 und 23), so findet man dort solche von weit geringerer Größe, als die typischen Sehzellen; ihr Kern ist nicht plattgedrückt wie bei diesen, sondern rund; sie enthalten ein reichliches Protoplasma, in dem sich mehrere, meist schmale unansehnliche Vacuolen finden, diese sind nicht selten gebogen und bisweilen verästelt. An solchen Zellen findet man den Nervenfortsatz viel häufiger, als bei den anderen. Das hat seinen einfachen Grund in ihrer geringeren Größe: bei den großen Zellen in der Mitte des Bechers und vor Allem bei denen an der Öffnung sieht man den Ansatz der Nervenfaser desshalb so selten, weil die Wahrscheinlichkeit, dass ein Schnitt die Faser ihrer Länge nach und in Verbindung mit der Zelle trifft, um so mehr abnimmt, je größer die Zelloberfläche wird, je mehr Möglichkeiten also für den Faseransatz vorhanden sind.

Von den kleinen Zellen im Grunde des Bechers findet man aber alle Übergänge zu den typischen Sehzellen (Fig. 22*a*—*d*): Die Vacuolen in der Zelle werden größer und damit nimmt der Umfang der Zelle zu, die umgebende Plasmaschicht dagegen wird dünner (*a*); immer mehr wachsend, fließen die Vacuolen schließlich zusammmen (*b*), und es bildet sich eine einzige größere Vacuole, in die an einer Seite ein Knopf des Zellprotoplasmas hineinragt (*c*, *d*); die übrigen Wandungen der Vacuole sind dünn, und verdünnen sich noch mehr bei weiterer Zunahme des Vacuoleninhalts; der Kern wird dabei linsenförmig plattgedrückt: wir erhalten die typischen Sehzellen der tieferen Theile des Bechers. Indem der Vacuoleninhalt noch mehr zunimmt, gleicht sich auch der in die Vacuole hineinragende Plasmakopf noch aus, und wir bekommen eine mächtig aufgetriebene Zelle mit einer großen Vacuole, die rings von einer gleich dicken Plasmawand umgeben wird: das sind die an der Becheröffnung gelegenen Zellen (Fig. 19 und 20).

Die Übergänge bezeichnen den Werdegang der großen Sehzellen; diese haben sich offenbar in der eben geschilderten Weise aus kleineren, indifferenten Zellen mit wenig verändertem Plasma herausgebildet. Die kleinen Zellen im Bechergrunde sind der Ausgangspunkt dieser Entwicklung, und das treibende Moment dabei ist die stetige Zunahme des Vacuoleninhalts.

Der Untersuchung der histologischen Beschaffenheit bei den »hellen Zellen« im Blutegelauge hat sich bisher meist die geringe Färbbarkeit derselben als hinderlich erwiesen. Bei Augen, die ich in Sublimat-Eisessig fixirt hatte, gelang mir die Färbung mit Hämalaun ganz ausgezeichnet, und so vermag ich Genaueres über den feineren Bau der Sehzellen anzugeben. Wie gut der Erhaltungszustand meiner Präparate ist, erhellt daraus, dass an den epidermalen Sinnesknospen die feinen Härchen der Sinneszellen, die man nach Vergleich mit Clepsine und Nephelis auch hier erwarten musste, stellenweise deutlich erkennbar sind, wenn auch nur in ihren untersten Theilen.

Die große Vacuole im Innern der Zellen (Fig. 20 und 21) zeigt sich erfüllt mit einer gleichmäßigen, matt violett gefärbten Masse ohne irgend welche Struktur; es ist offenbar der durch das Konservirungsmittel entstandene Niederschlag aus dem Vacuoleninhalt. Bei weniger gut konservirten Stücken ist dieser Inhalt geschrumpft und legt sich hier oder da der Wand an. Die Wand selbst besteht aus einer Lage dichten Protoplasmas, das eine unregelmäßige Anordnung senkrecht zur Zelloberfläche zeigt, jedoch nicht etwa eine deutliche radiäre Streifung. Die Grenze dieser Plasmawand ist durchaus nicht glatt und scharf, sondern unregelmäßig, wie es die Fig. 20 und 21 zeigen. Der in das Innere der Vacuole vorspringende Knopf ist vom gleichen Bau wie die protoplasmatische Wand; bisweilen färbt er sich in seiner Mittellinie etwas stärker. Nach außen ist die Zelle von einer gleichmäßig dünnen hellen Schicht umgeben, die scharfe Ränder zeigt und sich nicht färbt; ich halte sie für eine Pellicula.

Die Sehzellen von Hirudo unterscheiden sich also im Bau wesentlich von denen anderer Egel, bei denen eine besondere Wandung der Vacuole vorhanden ist, die sich dann gegen das Zellplasma mit scharfem Rande absetzt.

Wenn CARRIÈRE und MAIER eine radiäre Streifung der Plasmawandung angeben, so bezieht sich das wohl auf die erwähnte Anordnung des wandständigen Plasmas. MAIER's Befunde, wonach die »Kapselwand« aus zwei Schichten bestehen soll, kann ich nicht bestätigen. Die Ansicht, dass der Vacuoleninhalt Protoplasma sei, gründet sich wohl auf Gerinnungsbilder, die in Folge ungeeigneter Fixirungsmittel auftreten. Wenn man meine Herleitung der großen Sehzellen von dem im Bechergrunde gelegenen kleinen vacuolisirten Zellen annimmt, so muss man eine solche Auffassung des Vacuoleninhalts von vorn herein verwerfen.

Hier muss ich einen Irrthum berichtigen, der mir leider in einer früheren Arbeit (11, I) begegnet ist. Ich habe dort angegeben, dass beim Blutegel unter dem Einflusse der Belichtung Pigmentkörnchen in die plasmatischen Theile der Sehzellen einwanderten. Spätere Untersuchung zeigte, dass ich mich getäucht habe: es war zufällig zur Fixirung der im Lichte gehaltenen Stücke Pikrinschwefelsäure, zu derjenigen der dunkel gehaltenen Sublimat verwandt; die Säure hatte das Pigment gelöst und in den benachbarten Gewebetheilen körnig niedergeschlagen. Ich muss also hier jene Angabe als falsch zurücknehmen.

Mit jedem Auge von Hirudo steht, wie WHITMAN vermuthet, LEUCKART zuerst gezeigt und die MERILL bestätigt hat, eine epidermale Sinnesknospe in Verbindung; sie liegt gegen die Bauchseite zu. Auf dieser Seite zeigt sich auch der Becherrand ziemlich weit ausgeschnitten, so dass dort eine Anzahl Sehzellen nach unten frei liegen. Die Sinnesknospe schließt sich eng an das Auge an; an ihren Zellen lassen sich auf Goldpräparaten deutliche Sinneshaare von etwa 13 μ Länge sehen; ihr Nerv verläuft auf der ventralen Seite des Augenbechers und vereinigt sich mit dem Sehnerven kurz nach dessen Austritt aus dem Auge. Dieser Nerv, der schon Leydig (16) bekannt war, wurde von Maier (18) und Leuckart (14) wiedergefunden, von der Merill neuerdings bestätigt. Zu diesem Nerven treten außer den Nervenfasern der eigentlichen Sinnesknospe auch die Fasern von einigen epidermalen Sinneszellen, die über der Pigmentbecheröffnung verstreut zwischen anderen Epidermiszellen liegen, sowie die Nervenfasern mehrerer Sehzellen, die außerhalb des Pigmentbechers an jenem Ausschnitt der Becherwandung gelegen sind (Fig. 20).

Nie konnte ich beobachten, dass von dem axialen Nerven des Auges Fasern bis an die Epidermiszellen vor dem Auge herantreten, wie die Merill es abbildet; alle solche epidermale Sinneszellen senden ihre Nervenfortsätze um den Rand des Pigmentbechers herum, wie es auch Leuckart für Haemadipsa zeichnet.

Einmal fand ich in dem zur Sinnesknospe führenden Nebennerven eine birnförmige Zelle, das schmälere Ende proximalwärts gerichtet und zu einer Nervenfaser ausgezogen; sie glich ihrer Tracht nach den kleinen Zellen am Grunde des Pigmentbechers, doch zeigte sie keine Vacuolen. Sollten wir hier eine indifferente Sinneszelle vor uns haben, die durch Vacuolisirung zur Sehzelle werden kann, oder sollte diese Sinneszelle einem anderen Sinne dienen? Dass es eine Ganglienzelle (will sagen centrale Nervenzelle) sei, ist mir nicht wahrscheinlich. Vielleicht kann man sie vergleichen mit den bei Haementeria gefundenen großen Zellen (Fig. 13 *y*), die im gemeinsamen Nerven des Auges und der Sinnesknospe liegen.

In Fig. 19 habe ich eine Zeichnung von einem Hirudo-Auge gegeben, die zwar aus mehreren Präparaten kombinirt ist, sich aber in allen ihren Theilen genau an die Vorlagen hält. Ich halte eine solche Zeichnung für nothwendig, weil noch nirgends eine Abbildung des Blutegelauges gegeben ist, die dieses mit allen seinen Theilen befriedigend wiedergiebt.

Wie bei den anderen Egeln, so kommen auch bei Hirudo außerhalb der Augen Sehzellen vor, die bisweilen einzeln, bisweilen zu mehreren bei einander liegen. In ihrem Bau entsprechen sie vollkommen den im Auge gelegenen typischen Sehzellen. Öfters finden sie sich in der Nachbarschaft einer epidermalen Sinnesknospe; häufig aber haben sie keine Lagebeziehung zu einem solchen Organ. Die Sehzellen sind also in ihrem Vorkommen nicht an die Sinnesknospen gebunden.

Ganz das Gleiche, was ich hier von Hirudo in Betreff des

Augenbaues ausführte, lässt sich von *Aulastomum* sagen. Bei den übrigen von mir untersuchten Hirudiniden (zwei Haemadipsa-Arten, Mesobdella, Xerobdella) sind die Grundzüge im Bau des Auges die gleichen; Unterschiede bestehen in gewissem Maße in der Anordnung der Theile, vor Allem aber in der Bildung der Sehzellen.

Die *Sehzellen von Haemadipsa silvestris und limbata* erinnern sehr an die kleinen Zellen, die wir im Grunde des Hirudo-Auges fanden (vgl. Fig. 25 und 26 mit Fig. 23): sie zeigen ein wenig verändertes Zellplasma, in dem eine oder mehrere bandförmig gewundene, bisweilen auch verästelte Vacuolen liegen, wie Whitman (29) schon beschrieben hat. Die Formen der Vacuolen sind bei beiden Arten verschieden, wie man am besten aus den Abbildungen (Fig. 25 und 26) ersieht.

Auffallend ist die Ähnlichkeit, die die Sehzellen dieser Egel und die kleinen Zellen im Grunde der Hirudo-Augen mit den Zellen der Lumbriciden haben, die ich für Sehzellen halte. Man vergleiche nur die Abbildungen Fig. 23, 25 und 26 mit Fig. 9—12 meiner Arbeit »über die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden« (11, I). Die Ähnlichkeit im Bau der Zellen ist so überraschend groß, dass sie allein fast genügt haben würde zur Rechtfertigung meiner aus anderen Gründen aufgestellten Ansicht, dass jene Zellen im Dienste der Lichtempfindung stehen.

Die *Augen von Mesobdella gemmata* (Fig. 24) haben Sehzellen, die den fertigen Sehzellen von Hirudo schon ähnlicher sind als die vorigen; die Vacuolen sind größer, das Plasma ist mehr an die Wand gedrängt und zeigt den knotigen Vorsprung gegen die Vacuole wie bei Hirudo. Die Gestalt der Augen ist bei Mesobdella breit; es liegen auf dem Längsschnitte durch das Auge drei Zellschichten zu beiden Seiten der Achse. An der Austrittsstelle des Nerven treten die Pigmentzellen gegen das Innere des Auges herein, den Nerven röhrenförmig umscheidend. Der Sehnerv vereinigt sich gleich nach seinem Austritt mit einem schwächeren Nerven (Fig. 24 *skn*), der dicht an der Außenseite des Pigmentbechers hinzieht; es ist anzunehmen, dass der letztere von einer epidermalen Sinnesknospe herkommt, wie sie ja Leuckart (14) in Verbindung mit dem Auge der verwandten Haemadipsa abbildet.

Die *Augen von Xerobdella Lecomtei* unterscheiden sich nur wenig von denen des Blutegels, was Bau und Gruppirung der Sehzellen anbetrifft. Auffällig ist, dass man bei Xerobdella nur vier Paar Augenpunkte findet, während sonst die Hirudiniden fünf Augenpaare besitzen. Blanchard (5) hat durch Vergleichung von Xerobdella mit Haemadipsa gezeigt, dass das vorderste Augenpaar der letzteren bei jener fehlt. Auf Schnitten kann man nun nachweisen, dass vor dem ersten pigmentirten Augenpaare, das auf dem dritten Körpersegmente steht, ein Paar Sehzellhaufen auf dem zweiten Segmente vorkommen; diese bestehen aus etwa je zehn Zellen. Sie vertreten offenbar das erste Augenpaar von Haemadipsa, mit dem sie die gleiche Lage haben; das Fehlen von Pigment thut ihrer Fähigkeit, Licht wahrzunehmen, keinen Abbruch. Es stimmt also Xerobdella mit den übrigen Hirudiniden doch überein im Besitze von fünf Augenpaaren, deren vorderstes allerdings keine Pigmentbecher besitzt.

Der gemeinsame Grundbestandtheil, dem wir überall in den Organen der Lichtwahrnehmung bei den Egeln begegnen, sind die Sehzellen. Sie sind theils in loser Vertheilung verstreut im Körperparenchym unter größeren oder geringeren Strecken der Oberfläche (Pontobdella), theils sammeln sie sich zu gut umgrenzten Anhäufungen, die dann von einem Pigmentbecher zusammengefasst sind und als Augen angesprochen werden. Einen mittleren Zustand finden wir bei Branchellion, wo sich Sehzellen zu beiden Seiten einer Pigmentwand anordnen, ohne doch sich dicht an einander zu legen zu einem Verbande, den man als ein einheitliches Organ, als Auge, auffassen könnte. Aber auch da, wo solche Augen vorhanden sind, finden sich außerhalb derselben verstreute Sehzellen.

Alle Sehzellen gleichen sich darin, dass sie sich in eine Nervenfaser fortsetzen, und dass in ihrem Plasma vacuolenartige Bildungen auftreten. Die Vacuolen sind von überraschender Mannigfaltigkeit in Gestalt und Ausdehnung; in vielen Fällen sind sie rund oder eirund, bisweilen gekammert und durch Scheidewände mehr oder minder vollkommen in Abtheilungen geschieden (Piscicola, Branchellion, Pontobdella), nicht selten langgezogen und gewunden (Haementeria, Haemadipsa). Bei der gleichen Art treffen wir jedoch stets den gleichen Typus. In vielen Fällen, nämlich bei den Rhynchobdelliden und bei Nephelis, haben die Vacuolen eine besondere Wandung, die durch eine scharfe Grenze vom Zellprotoplasma getrennt ist und im Übrigen aus einem meist dunkel färbbaren Plasma besteht; bei den Hirudiniden fehlt jedoch den Vacuolen eine eigene Wand, sie sind hier vielmehr unmittelbar vom Zellplasma umgeben.

Was die äußere Gestalt angeht, so sind die im Körperparenchym verstreuten Sehzellen einander ziemlich ähnlich; sie sind größtentheils kugel- bis eirund, nur zuweilen etwas eckiger geformt (Haementeria). Dagegen werden meist große Gestaltunterschiede gefunden bei den in den Augen zusammengehäuften Zellen; im einfachsten Falle entstehen leichte Abflachungen zu polygonalen Formen, so dass keine große Abweichung gegen die übrigen Sehzellen vorhanden ist (Piscicola, Nephelis); zum Theil aber bewirkt die enge Zusammenlagerung vieler Zellen in einem kleinen Pigmentbecher eine bedeutende Streckung und Verschmälerung der Zellen, wenigstens so weit ihre Körper im Pigmentbecher geborgen sind (Pseudobranchellion und Clepsiniden). Das weist deutlich darauf hin, dass die verstreute Lage der Sehzellen im Parenchym der ursprünglichere Zustand ist.

Das allgemeine Vorkommen der Vacuolen in den Sehzellen spricht dafür, dass sie wichtige Theile dieser Zellen sind. Sie haben sehr wahrscheinlich die Funktion, durch ihren stark lichtbrechenden Inhalt die Ätherschwingungen des Lichtes in der Weise zu verwandeln, dass diese für die Sinneszelle wahrnehmbar werden. Die Vacuolen sind diejenigen Theile, welche die Sehzellen zu specifischen Zellen des Lichtsinnes stempeln. Sie entsprechen darin den Stäbchen und Zapfen der Wirbelthieraugen, den Stiftchen des Planarienauges u. a. m. Die Vacuolen bei Clepsine sind in der That auch durch ihre Gestalt stäbchenartigen Bildungen nicht unähnlich.

Vacuolenartige Bildungen sind es auch, die nach meiner Auffassung (11, I) gewisse Sinneszellen der Regenwürmer zu Sehzellen machen; ähnliche Sinneszellen mit Vacuolen fand ich neuerdings auch in den Kiemen von Spirographis Spallanzanii, an denen NAGEL (22) Lichtempfindungsvermögen nachweisen konnte. — In meiner Auffassung der Vacuolen schließe ich mich der Ansicht von WHITMAN (30) und MAIER (18) an.

Die Pigmentansammlungen, die sich mit den Sehzellen verbinden, sind Blendungsvorrichtungen, eben so wie bei den Planarien, für die ich das früher (11, II) näher ausgeführt habe; sie dienen dazu, den aus gewissen Richtungen kommenden Lichtstrahlen den Zutritt zu den percipirenden Zellen zu wehren und nur Strahlen zuzulassen, die von ganz bestimmten Richtungen ausgehen. Indem nun die oft in größerer Zahl vorhandenen Augen verschieden gerichtet sind, wird von den Lichtstrahlen, die den Wurm treffen, meist nur ein Auge ganz durchleuchtet: es kann also das Thier, je nachdem das eine oder das andere Auge getroffen wird, zu einer Vorstellung über die Lage der Lichtquelle gelangen.

Schließlich bleibt uns noch die Frage nach der *phylogenetischen Entstehung des Hirudineenauges* übrig. Es sind in der Hauptsache drei Thatsachen, auf die wir uns stützen müssen bei einem Versuch, diese Frage zu beantworten: 1) es kommen bei allen Hirudineen, auch bei denen, die keine eigentlichen Augen haben, verstreut liegende Sehzellen vor; wenn diese in ihrer Gestalt von den Sehzellen des Auges abweichen, so zeigen sie stets ursprünglichere Formen als jene; — 2) bei Clepsine bioculata und sexoculata steht die Zahl der freien Sehzellen, wie oben (p. 685) ausgeführt, in einem gewissen Verhältnis zur Zahl der Augen, derart, dass die Art mit nur zwei Augen bei Weitem mehr freie Sehzellen besitzt als die Art mit sechs Augen; — und 3) von den drei untersuchten Vertretern der ursprünglichsten Hirudineenfamilie, der Ichthyobdelliden, zeigt uns nur Piscicola wirkliche Augen; bei Pontobdella finden wir nur verstreute Sehzellen, bei Branchellion einen Zustand, der als Übergang zwischen jenen beiden betrachtet werden kann; wir haben schon oben ausgeführt, aus welchen Gründen die Verhältnisse bei Pontobdella als die ursprünglicheren, die von Piscicola als die abgeleiteten gelten müssen.

Hieraus ziehe ich die Folgerung: die Augen der Hirudineen sind in der Weise entstanden, dass von den ursprünglich verstreuten Sehzellen einzelne näher an einander rückten, und in Anfangs losere Beziehung traten zu Pigmentanhäufungen, die ihnen als Blendung dienten — und dass sich weiterhin die Sehzellen dicht an einander lagerten und von einer Seite her eng von Pigment umschlossen wurden.

Demnach hätten wir in den Augen von Piscicola wohl den einfachsten Typus eines Hirudineenauges zu sehen. Die Weiterbildung würde durch Vermehrung der Zahl der zum Auge vereinigten Sehzellen geschehen. Der dabei eingeschlagene Weg ist ein doppelter, wir haben eine Weiterbildung nach zwei verschiedenen Richtungen: entweder wird unter Beibehaltung der ursprünglichen Gestalt der Sehzellen die einschichtige Anordnung derselben aufgegeben (Nephelis, Hirudiniden), oder aber die letztere wird beibehalten, und dann die Vereinigung zahlreicherer Sehzellen in einem Pigmentbecher von beschränkter Weite dadurch ermöglicht, dass die Zellen ihre Gestalt verändern und schlanker werden (Pseudobranchellion, Clepsiniden). Die einschichtige Anordnung vieler Sehzellen von unveränderter Gestalt würde den Nachtheil haben, dass die Flächenausdehnung des Auges außerordentlich wachsen und damit die abblendende Wirkung der seitlichen Pigmentbecherwände verloren gehen würde.

Somit wären die Augen der Gnathobdelliden und die der Clepsiniden unabhängig von einander entstanden, beide aber würden von einer Augenform abstammen, die der von Piscicola ähnlich ist; Mittelformen wären einerseits die Augen von Nephelis, andererseits die von Pseudobranchellion. Die Augen von Piscicola ihrerseits wären in einer Weise entstanden, die wir noch in den bei Branchellion und Pontobdella bleibend vorhandenen Zuständen rückwärts verfolgen können. Diese Ableitung stimmt in ausgezeichneter Weise mit dem überein, was APÁTHY über die Verwandtschaftsverhältnisse der Hirudineen aus deren äußerer Körperform erschlossen und in Gestalt eines Stammbaumes dargestellt hat (1, Fig. 15 auf Taf. VIII): von einer Piscicola-ähnlichen Form leitet er einerseits Nephelis und die Hirudiniden, andererseits die Clepsiniden ab. Pontobdella und Branchellion freilich stellt er nicht in die Vorfahrenreihe der Süßwasserhirudineen.

Auch APÁTHY (1) sagt, dass die Augen von Nephelis zwischen denen von Piscicola und denen der zehnäugigen Egel in der Mitte stehen; jedoch glaubt er, dass sie sich unabhängig von denen von Piscicola entwickelt haben, eben so wie die von Clepsine. Die Grundlagen dieser Auffassung APÁTHY's müssen wohl andere sein, als ich sie für meine Ansicht entwickelt habe; denn da APÁTHY die Natur der »großen hellen« Zellen als Sinneszellen völlig verkannt hat, sie vielmehr den »schleimhaltigen Polsterzellen des Körperparenchyms« homologisirt, müssen ihm die Grundzüge des Augenbaues bei den Hirudineen verborgen geblieben sein. Denselben Schluss muss ich aus seiner Äußerung ziehen, dass sich die Augen der Egel von den Sinnesknospen nur dadurch unterscheiden, dass ihre Zellen die Cilien eingebüßt haben und ihr einer Pol in einer Pigmenthülle eingeschlossen ist (a. a. O. p. 180). Auch den Bau der Sinnesknospen (»Tastkegelchen«) hat APÁTHY in so fern nicht richtig aufgefasst, als er den Nerven in Form eines Fibrillennetzes die Zellknospe umspinnen lässt und nicht die Verbindung jeder Sinneszelle mit einer Nervenfaser erkannte.

Wie wir uns das Zusammenrücken der einzelnen Sinneszellen zu Augen vorzustellen haben, dafür bieten uns freilich die Verhältnisse bei den Hirudineen keinerlei Anhaltspunkte. Wohl aber lässt sich vielleicht etwas schließen aus dem, was ich (11, I) bei den Lumbriciden gefunden habe. Dort liegen die Sehzellen theils in der Epidermis, theils unter derselben; die ersteren sind unregelmäßig verstreut über die Stellen, an denen sie vorkommen; die letzteren jedoch liegen nicht vereinzelt, sondern gruppiren sich um Nervenstränge, die aus der Epidermis heraustreten. Von den einzelnen, in der Epidermis gelegenen Sehzellen treten die Nervenfasern nicht auf dem kürzesten Wege in die Tiefe, sondern sie verlaufen zunächst eine Strecke weit im basalen Theile der Epidermis (a. a. O. Fig. 4), um sich dann mit Nerven zu vereinigen, die von anderen Stellen — Sehzellen oder Sinnesknospen — herkommen; es hängt also ein Nerv, der aus der Epidermis heraustritt, mit mehreren Sinnesknospen und mehreren Sehzellen zusammen. Dass der Nerv nicht auf dem nächsten Wege aus der Epidermis in das Muskelparenchym austritt, hängt wohl damit zusammen, dass bei den Lumbriciden die Epidermis nach innen sich viel schärfer —. wohl durch eine Basalmembran — abgrenzt als bei den Hirudineen. Wie der Nerv den Weg zur Vereinigung mit den übrigen Nerven des Bündels findet, ist freilich eben so wenig erklärt wie die Thatsache, dass bei den Wirbelthieren die vom Rückenmark auswachsenden motorischen Fasern den Weg zu ihren Muskeln finden. Jedenfalls erkennen wir ein »Bestreben« mehrerer Nerven, sich zu stärkeren Stämmen zu vereinigen. — Den Übertritt der Sehzellen aus der Epidermis in das unterliegende Gewebe können wir uns nun so vorstellen, dass der Nerv sich verkürzt und einen Zug auf die Zelle ausübt; die Folge wäre, dass die Zelle den Weg nimmt, den ihr der zugehörige Nerv vorschreibt; sie wird daher schließlich nach innen von der Epidermis in die Umgebung des Nervenbündels zu liegen kommen, und dort mit anderen, eben so dorthin »gezogenen« Sehzellen eine Anhäufung bilden.

Bei den Egeln freilich liegen die Verhältnisse etwas anders: an Stelle der nach innen abgeschlossenen Epidermis, wie wir sie bei den verwandten Thiergruppen, den Oligochäten und Turbellarien finden, ist hier eine Epidermis vorhanden, die mit den unterliegenden Geweben die engsten Beziehungen hat; eine Basalmembran ist nicht vorhanden, die lose gestellten Zellen reichen mit ihren Enden zwischen Bindegewebe und Muskeln hinein, und Blutgefäße ziehen allerwegen zwischen die Zellen hinein. Die Sehzellen konnten hier viel leichter aus dem epidermalen Verbande auswandern: es liegt keine einzige mehr dort; aber auch hier dürfen wir ein »Bestreben« der Nerven vermuthen, sich mit einander zu stärkeren Strängen zu vereinigen; einwärts »wandernd« gelangen dann die Sehzellen in die Umgebung dieser Nervenstränge, und so an die Basis der Sinnesknospen; andere aber können auch vereinzelt liegen bleiben, ohne Zusammenhang mit den Sinnesknospen, und ihre Nervenfaser vereinigt sich erst weiter unten mit einem stärkeren Nervenstamm; noch andere kommen, bei weiterem »Einwärtswandern«, in einiger Entfernung von den Sinnesknospen neben die Nerven zu liegen. Diese Erklärung erscheint mir einleuchtender als die WHITMAN's, der die Sehzellen durch Umwandlung aus Zellen der Sinnesknospe entstehen lässt und so ihre Lagerung an der Basis dieses Organs zu erklären sucht; woher sollten denn da die Sehzellen kommen, die nicht in der Nähe von Sinnesknospen liegen, wie nicht wenige bei Clepsine und Hirudo, zahlreiche bei Piscicola, wohl alle bei Pontobdella?

Unsere Auffassung hilft uns auch über eine Thatsache hinaus, die WHITMAN Schwierigkeiten machte; er sagt (29, p. 408): »doch wie erklärt sich die Gegenwart der großen hellen Zellen entlang den Nervenstämmen, die zu den becherförmigen Organen der Lippe gehen? Hier sind sie nicht mit den peripherischen Sinneszellen verknüpft, wie in den Augen und den segmentalen Sinnesorganen .... ich muss gestehen, dass ich ganz außer Stande bin, eine Erklärung für dieselben in dieser Lage zu geben«.

Zugleich erklärt es sich auf diese Weise, wie es kommt, dass jene Sehzellhaufen, die durch bestimmte Anordnung ihrer Zellen und Hinzutreten von Pigment zu Augen werden, eine Verbindung mit epidermalen Sinnesknospen behalten, auch wenn sie ziemlich tief im Körperparenchym liegen. Diese Verbindung treffen wir bei Clepsiniden und Gnathobdelliden, und WHITMAN verdanken wir die Entdeckung derselben.

Man darf also wohl annehmen, dass die Sehzellen aus indifferenten Epidermiszellen entstehen. Diese liegen vielleicht, wie MAIER in Erwägung zieht, in der Epidermis in Form gewisser ringförmiger Streifen angeordnet. Indem sie theilweise zu Zellen der Sinnesknospen, theils zu Sehzellen werden, kommt die segmentale Anordnung der Sinnesknospen einerseits, und die Lage der Sehzellen an dem basalen Theile und dem Nerven der ersteren andererseits zu Stande.

Auf diese Weise dürften sich alle Thatsachen in zwangloser Weise verknüpfen lassen.

Tübingen, im Februar 1897.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. St. Apáthy, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. in: Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII. 1888.
2. Derselbe, Pseudobranchellion Margói (Nova familia Hirudinearum). in: Orvos-Természettudományi Értesitö 1890 (citirt nach dem Neapler Zool. Jahresbericht für 1890).
3. T. Bergman, De Cocco aquatico et de Hirudinibus. in: Opuscula. Vol. V. 1788 (1757).
4. M. H. D. de Blainville, Artikel Sangsue. in: Dictionnaire des Sciences naturelles. T. XLVII. Paris 1827.
5. R. Blanchard, Description de la Xerobdella Lecomtei. in: Mém. de la Société Zoolog. de France. T. V. 1892.
6. ... Bourjot, Organisation de l'oeil des Hirudinées. in: L'Institut. T. VII. 1840.
7. J. F. Brandt und J. T. C. Ratzeburg, Getreue Darstellung und Beschreibung der Thiere, die in der Arzneimittellehre in Betracht kommen. 1829.
8. J. F. Ph. Braun, Systematische Beschreibung einiger Egelarten. Berlin 1805.
9. J. Budge, Clepsine bioculata. in: Verhandl. d. Naturhist. Vereins d. Rheinlande und Westfalens. 6. Jahrg. 1849.
10. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. 1885.
11. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.
    - I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. in: Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
    - II. Über die Sehorgane der Plathelminthen, insonderheit der trikladen Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII. 1897.
12. J. R. Johnson, A Treatise on the medicinal Leech. London 1816.
13. J. Leo, Über einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra. in: Müller's Archiv. 1835.
14. R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Bd. I, 5. Lief. 1894.
15. F. Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica. in: Diese Zeitschr. Bd. I. 1849.
16. Derselbe, Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. in: Arch. f. Anatomie und Physiologie. Jahrg. 1861.
17. Derselbe, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
18. B. L. Maier, Beiträge zur Kenntnis des Hirudineenauges. in: Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie. Bd. V. 1892.
19. H. B. Merill, Preliminary Note on the Eye of the Leech. in: Zool. Anzeiger Nr. 454. 17. Jahrg. 1894.
20. A. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées. 1. Aufl. 1827. 2. Aufl. 1846.
21. Fr. Müller, De Hirudinibus circa Berolinam hucusque observatis. Diss. Berlin 1844.
22. W. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena 1896.

23. W. NAGEL, Referat über HESSE, »die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden«. Zool. Centralblatt. III. Jahrg. Nr. 21. 1896.
24. ASAJIRO OKA, On some new Japanese Land Leeches. in: Journ. College of Science. Imp. University. Japan. Vol. VIII, Part II. 1895.
25. J. RANKE, Beiträge zu der Lehre von den Übergangssinnesorganen. in: Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875.
26. F. H. TROSCHEL, Piscicola respirans n. sp. in: Arch. für Naturgeschichte. 16. Jahrg. Bd. I. 1850.
27. R. WAGNER, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1834—1835.
28. E. H. WEBER, Über Augen beim Blutegel. in: MECKEL's Archiv. 1827.
29. C. O. WHITMAN, The Leeches of Japan. in: Quart. Journ. of Microscop. Science. N. S. Vol. XXVI. 1886.
30. Derselbe, Some new facts about the Hirudinea. in: Journ. of Morphology. Vol. II. 1889.
31. Derselbe, A Sketch of the Structure and Development of the Eye of Clepsine. in: Zool. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. VI. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

bgf, Blutgefäß;
ep, Epidermis;
m, Muskel;
pb, Pigmentbecher;
pk, Kern einer Pigmentzelle;
pw, Pigmentwand;
sk, epidermale Sinnesknospe;
skn, Nerv zur Sinnesknospe;
sn, Sehnerv;
sz, Sehzelle;
szk, Kern einer Sehzelle;
v, Vacuole.

Die an den Pfeilen angebrachten Buchstaben bedeuten: *v* vorn, *h* hinten

Tafel XXXIII.

Fig. 1. Sehzelle aus dem Auge von Piscicola piscium. Vergr. 700fach.

Fig. 2. Schnitt durch ein Auge von Piscicola piscium senkrecht zur Augenachse; es sind die unteren Theile der Sehzellen quergeschnitten. Vergr. 700fach.

Fig. 3. Sehzelle aus dem Auge einer jüngeren Piscicola piscium. Vergr. 700fach.

Fig. 4. Axialer Schnitt durch ein Auge von Piscicola piscium. Vergr. 460fach.

Fig. 5. Sehzellen (Auge) von Branchellion torpedinis auf einem senkrechten Längsschnitt durch den Mundsaugnapf. Vergr. 300fach.

Fig. 6. Sehzelle von Branchellion torpedinis. Vergr. 700fach.

Fig. 7. Sehzellen von Pontobdella muricata in der Muskulatur des Mundsaugnapfes. Vergr. 70fach.

Fig. 8 *a* und *b*. Sehzellen von Pontobdella muricata. Vergr. 400fach.

Fig. 9. Auge von Pseudobranchellion Margói, axial geschnitten. Vergr. 400fach.

Fig. 10. Schnitt durch das Auge von Pseudobranchellion Margói,

nicht genau senkrecht zur Augenachse; rechts sind die Kerne der Sehzellen, links zwei Vacuolen getroffen. Vergr. 400fach.

Fig. 11. Schnitt durch ein Mittelauge von Clepsine sexoculata parallel der Augenachse; das Pigment des Augenbechers ist durch Säure ausgezogen. Vergr. 700fach.

Fig. 12. Schnitt durch ein Mittelauge von Clepsine sexoculata, senkrecht zur Augenachse. Vergr. 700fach.

Fig. 13. Schnitt durch das Auge von Haementeria officinalis, parallel der Augenachse. Vergr. 400fach.

Fig. 14. Freie Sehzellen von Haementeria officinalis. Vergr. 400fach.

Fig. 15 *a* und *b*. Zwei benachbarte Schnitte durch ein Auge von Nephelis octoculata. Vergr. 460fach.

Fig. 16. Schnitt durch ein (nach vorn offenes) Auge von Nephelis octoculata mit Sehnerven, der den Pigmentbecher durchbricht. Vergr. 700fach.

Fig. 17. Wie vorige; der Schnitt geht durch die äußeren Theile des Auges. Vergr. 460fach.

Fig. 18. Freie Sehzelle von Nephelis octoculata. Vergr. 460fach.

Tafel XXXIV.

Fig. 19. Auge von Hirudo medicinalis; die Figur ist nach mehreren Präparaten zusammengestellt, hält sich aber genau an die Vorlagen. Vergr. 270fach.

Fig. 20. Sehzellen aus dem äußeren Theile eines Auges von Hirudo medicinalis. Vergr. 750fach.

Fig. 21. Sehzelle mit Nervenfortsatz aus dem mittleren Theile eines Auges von Hirudo medicinalis. Vergr. 750fach.

Fig. 22. Schnitt durch den inneren Theil eines Auges von Hirudo medicinalis, mit kleinen Sehzellen in verschiedener Ausbildung; der Schnitt geht schräg zur Augenachse und trifft den Sehnerven nicht; vom Pigmentbecher ist nur der innerste Theil gezeichnet. Vergr. 400fach.

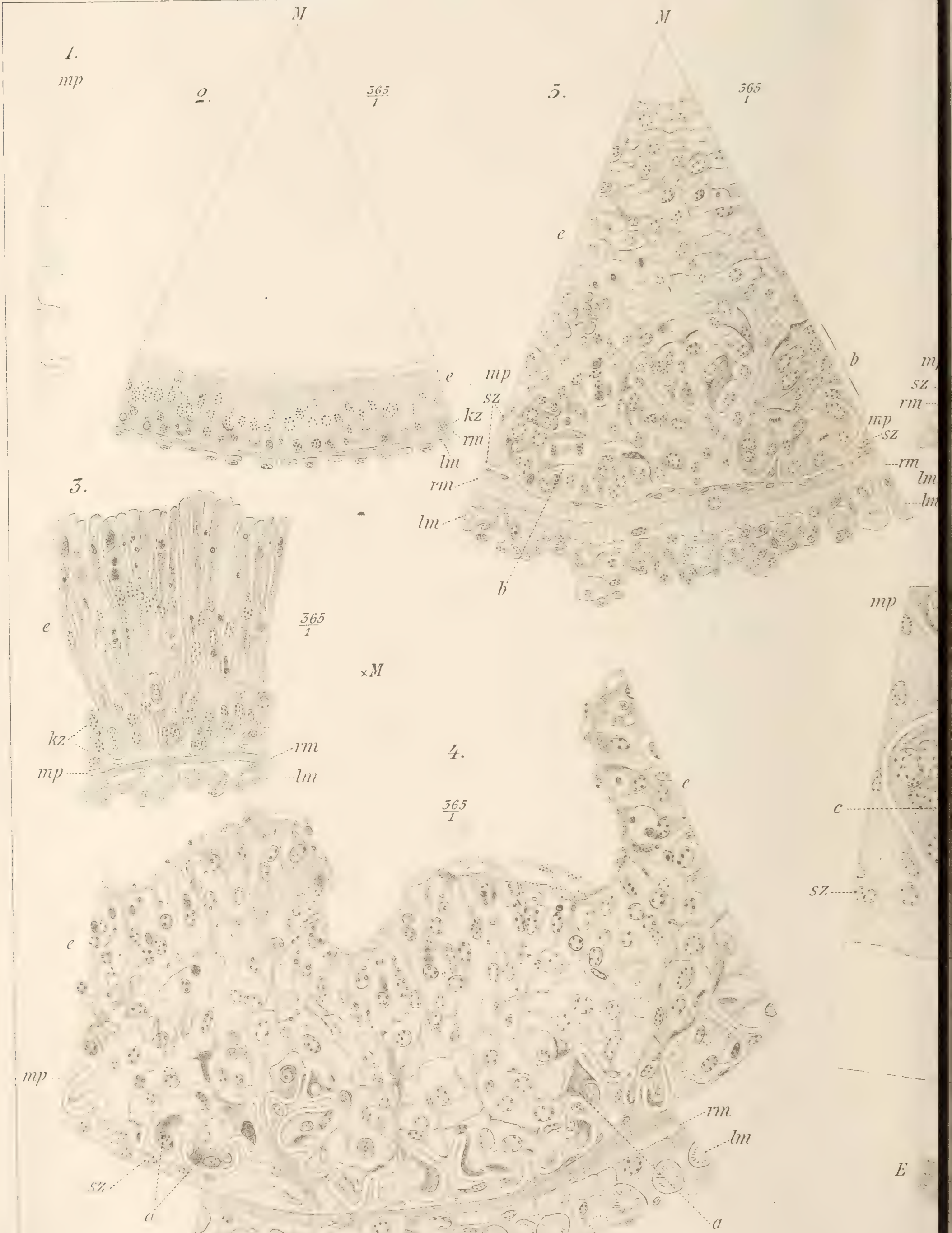
Fig. 23. Einzelne kleinere Sehzellen aus dem Grunde des Auges von Hirudo medicinalis. Vergr. 400fach.

Fig. 24. Schnitt durch ein Auge von Mesobdella gemmata, parallel der Augenachse. Vergr. 400fach.

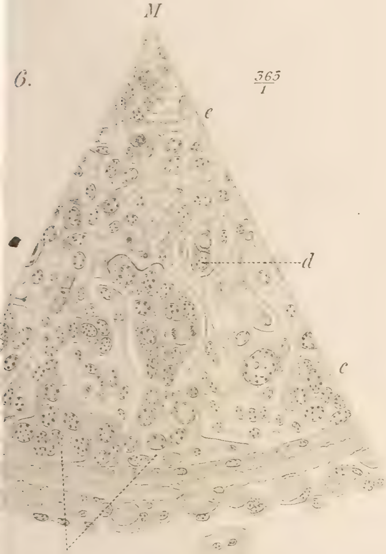
Fig. 25. Sehzellen aus einem Auge von Haemadipsa silvestris. Vergr. 400fach.

Fig. 26. Sehzellen aus einem Auge von Haemadipsa limbata. Vergr. 400fach.

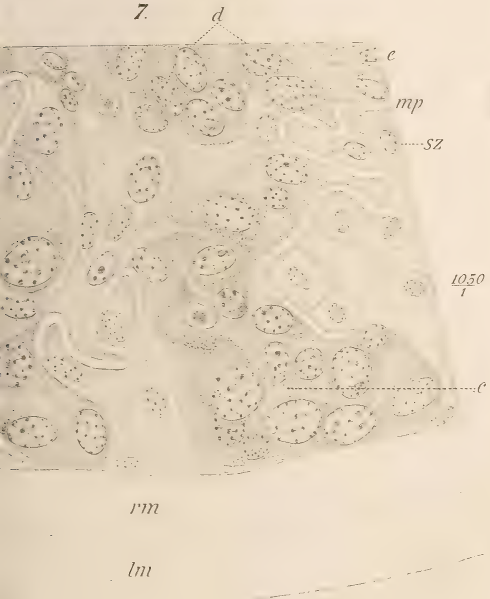
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
mp
M
2.
365/1
e
kz
rm
lm
M
5.
365/1
e
b
mp
sz
rm
lm
b
mp
sz
rm
lm
lm
m
sz
rm
3.
e
365/1
×M
kz
mp
rm
lm
4.
365/1
c
e
mp
sz
a
rm
lm
a
mp
c
sz
E

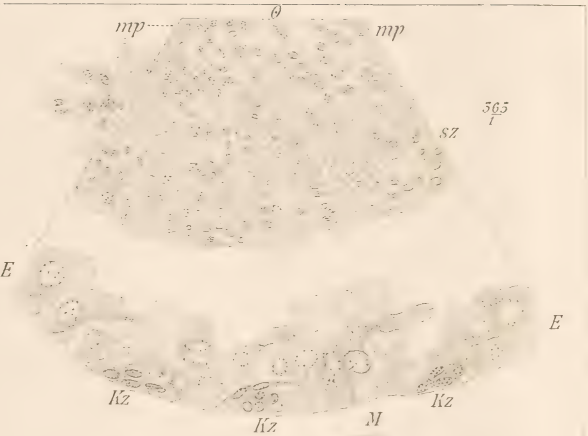
6.



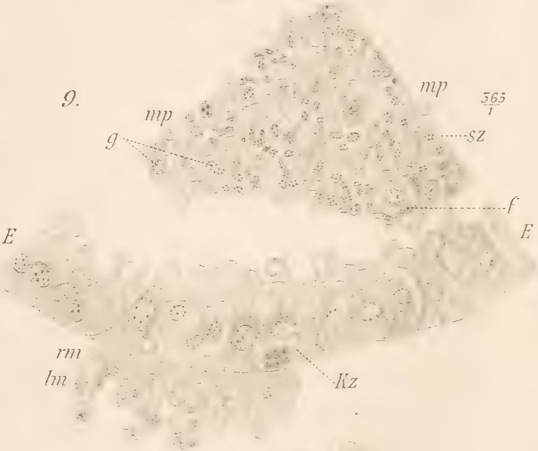
7.


d
c
mp
sz
1050/1
c
rm
lm

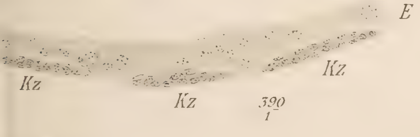
8.


mp
θ
mp
365/1
sz
E
E
Kz
Kz
Kz

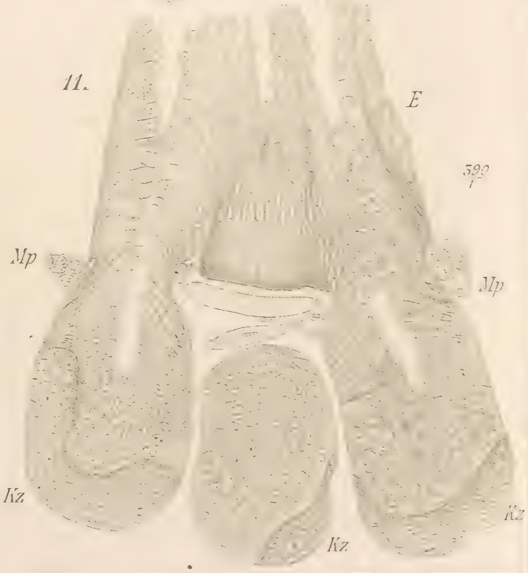
9.


M
mp
365/1
mp
sz
g
f
E
E
rm
lm
Kz

10.


E
Kz
Kz
Kz
390/1

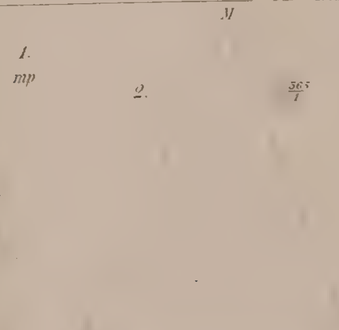
11.


E
390/1
Mp
Mp
Kz
Kz
Kz

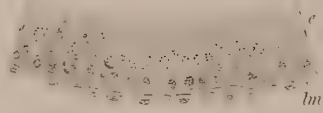
Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

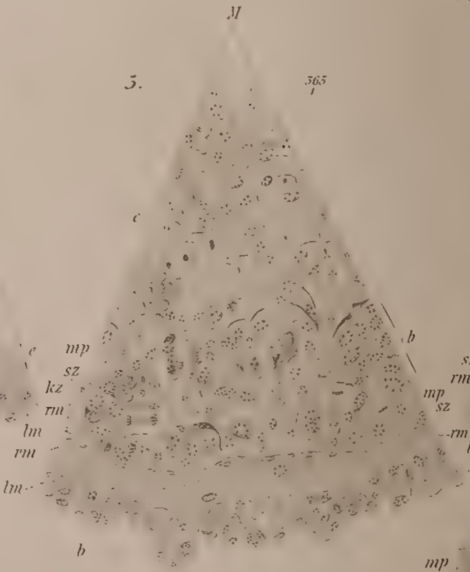
1.



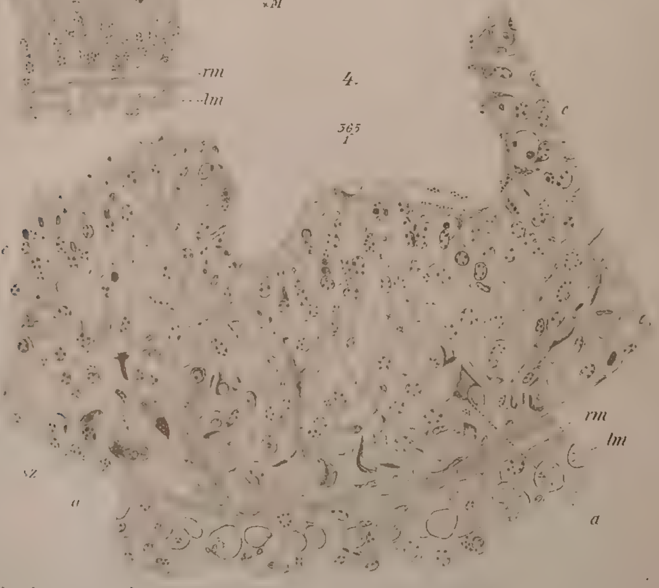
2.



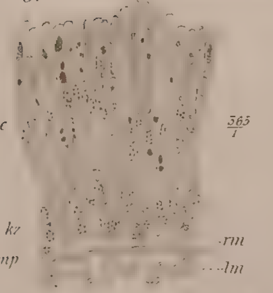
3.


M
365/1
c
b
mp
sz
kz
rm
lm
rm
lm
mp
sz
rm
lm
lm
b

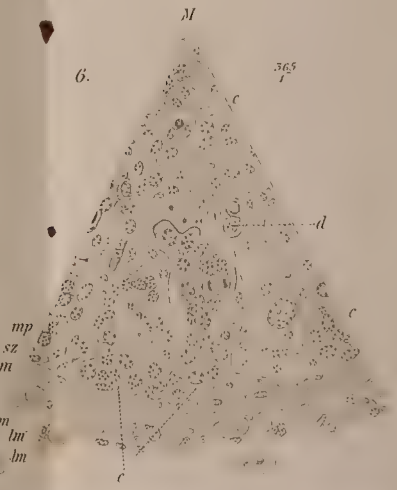
4.


365/1
c
c
M
mp
sz
a
a
rm
lm

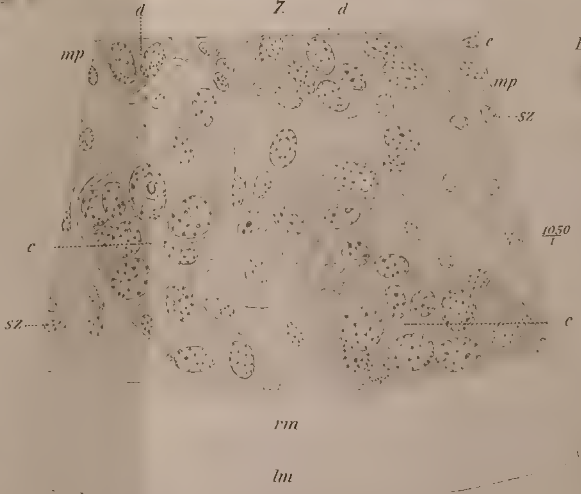
5.


c
365/1
kz
mp
rm
lm

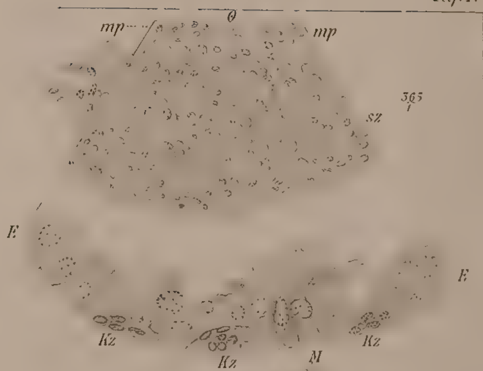
6.


M
365/1
c
d
mp
sz
rm
c
c

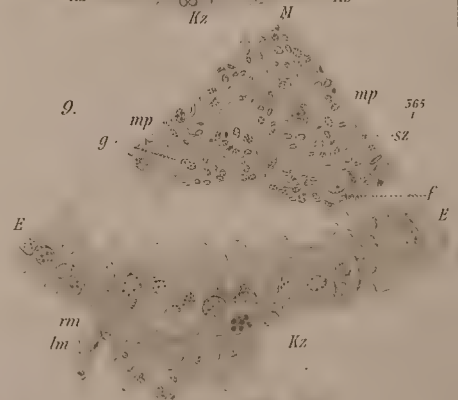
7.


d
d
mp
c
mp
sz
1050/1
c
sz
c
rm
lm

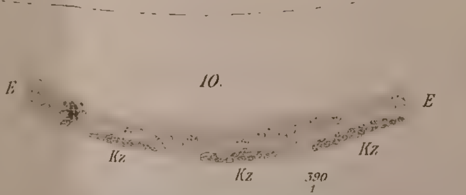
8.


mp
θ
mp
365/1
sz
E
E
Kz
Kz
Kz

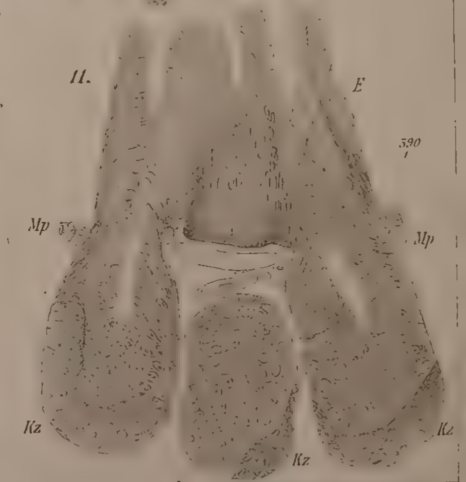
9.


M
mp
mp
365/1
sz
g
f
E
E
rm
lm
Kz

10.


E
E
Kz
Kz
Kz
390/1

11.


E
390/1
Mp
Mp
Kz
Kz
Kz

Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.

Fig. 1.

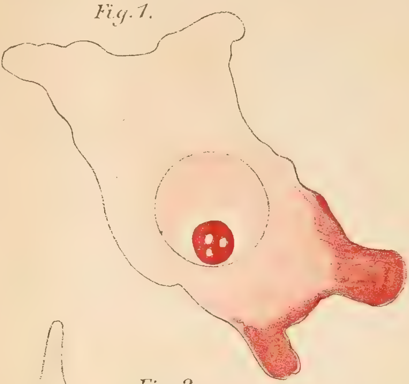


Fig. 2.

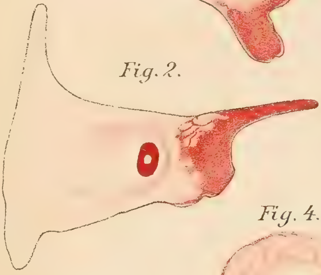


Fig. 8.

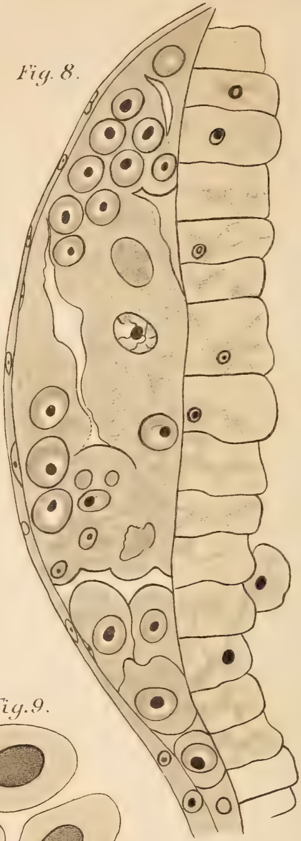


Fig. 13.

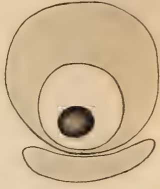


Fig. 1

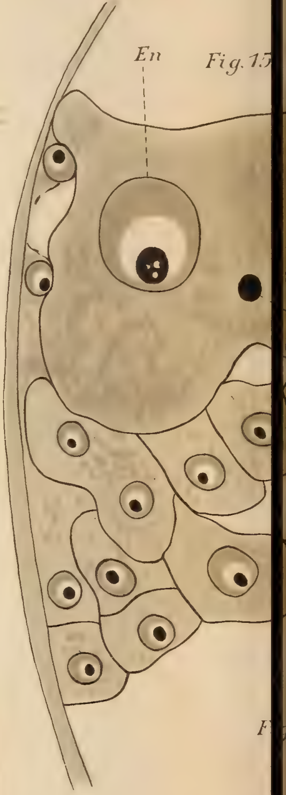


Fig. 4.

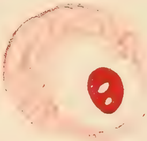


Fig. 3.

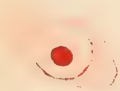


Fig. 5.

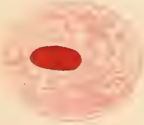


Fig. 9.

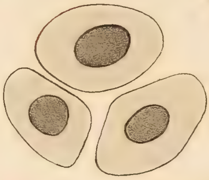


Fig. 6.

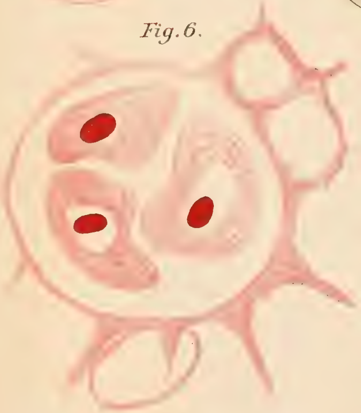
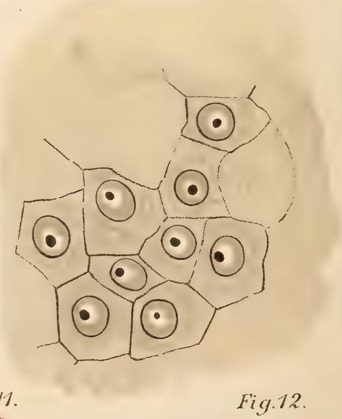


Fig. 10.



F

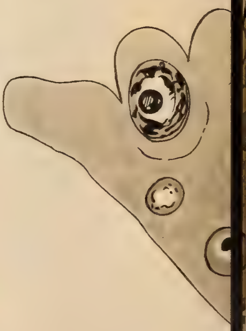


Fig. 7.

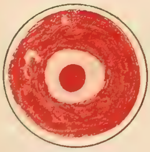


Fig. 11.

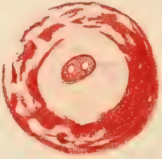
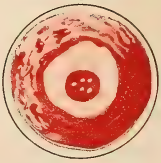


Fig. 12.



Doflein gez.

Wilhel

Fig. 14.

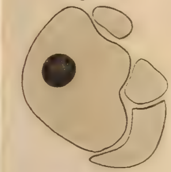


Fig. 16.

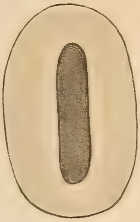


Fig. 17.

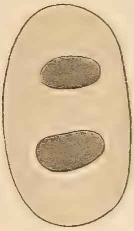
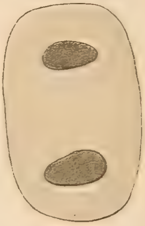


Fig. 18.



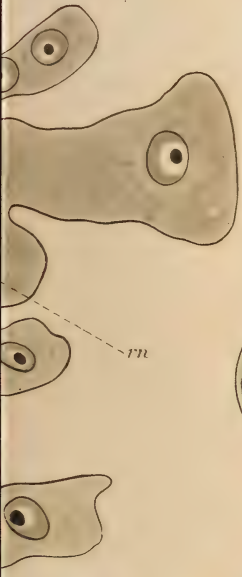


Fig. 19.

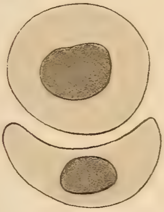


Fig. 20.

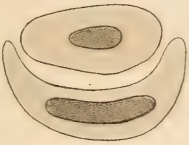


Fig. 21.

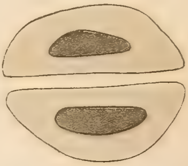


Fig. 22.

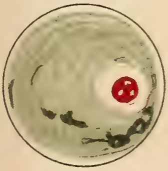


Fig. 23.

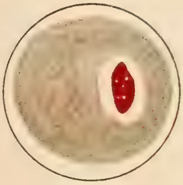
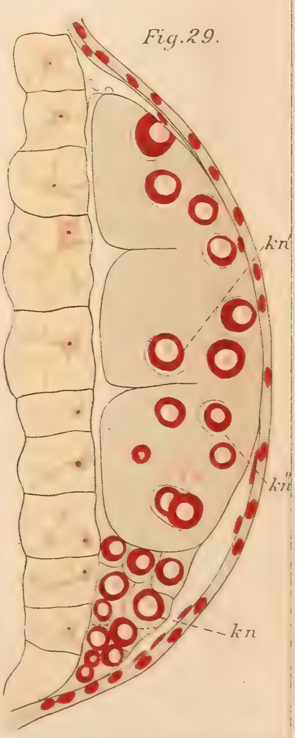


Fig. 29.



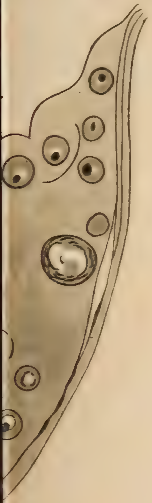


Fig. 24.

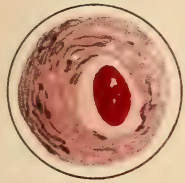


Fig. 25.

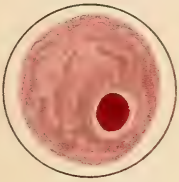


Fig. 26.

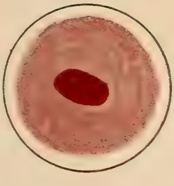
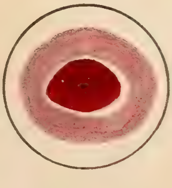


Fig. 27.



ehmann

Fig. 1.

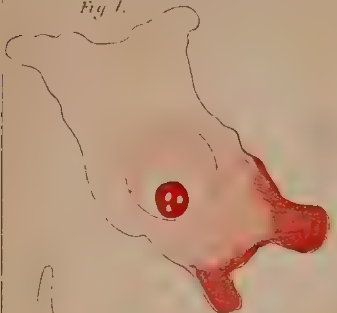


Fig. 2.

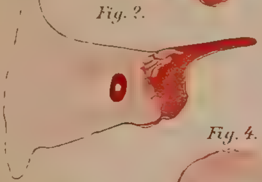


Fig. 3.

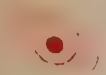


Fig. 4.

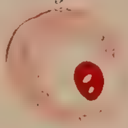


Fig. 5.

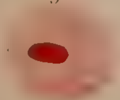


Fig. 6.

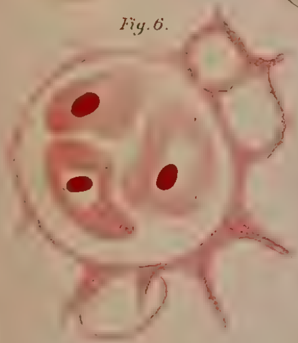


Fig. 7.

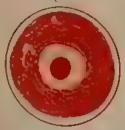


Fig. 8.

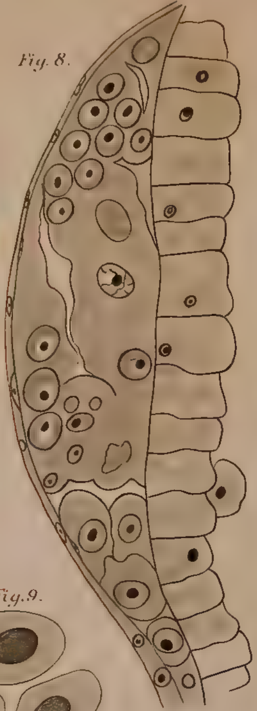


Fig. 9.

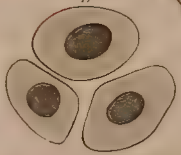


Fig. 10.

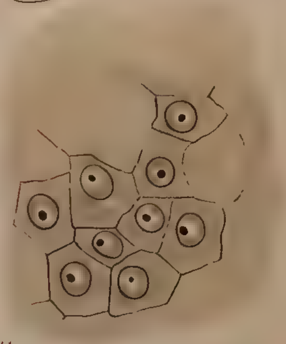


Fig. 11.

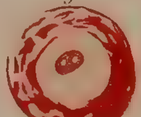


Fig. 12.

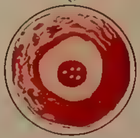


Fig. 13.

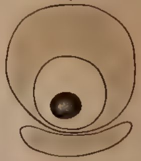


Fig. 14.

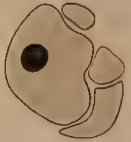


Fig. 15.

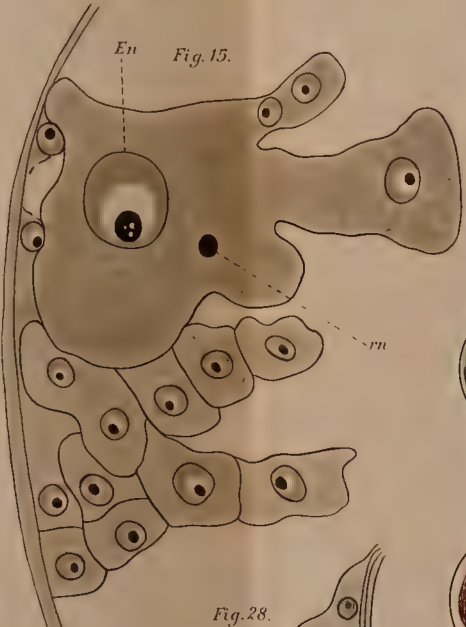


Fig. 16.

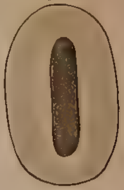


Fig. 17.

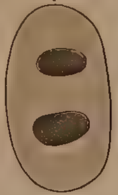


Fig. 18.

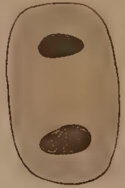


Fig. 19.

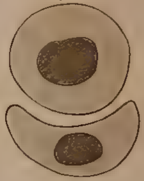


Fig. 20.

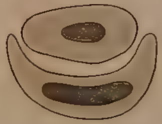


Fig. 21.

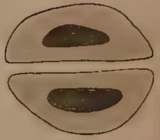


Fig. 22.

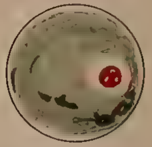


Fig. 23.

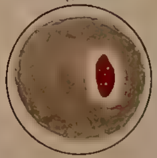


Fig. 24.

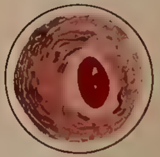


Fig. 25.

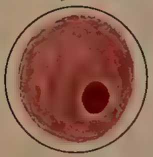


Fig. 26.

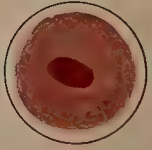


Fig. 27.

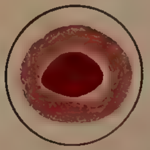


Fig. 28.

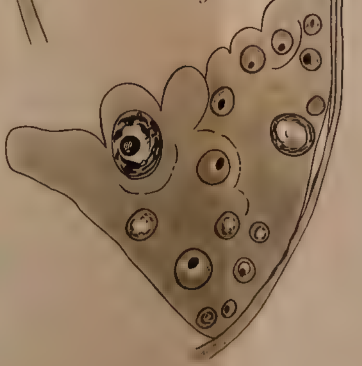
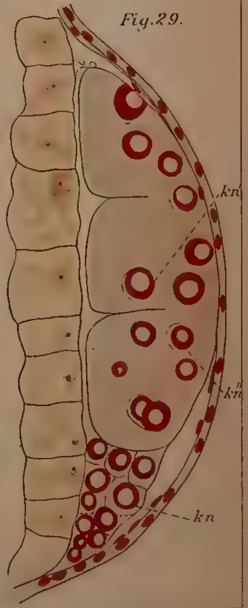
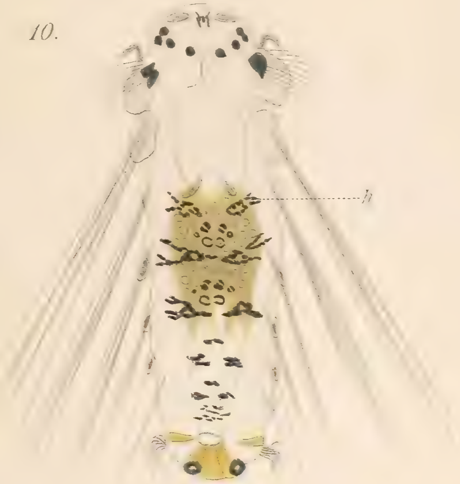


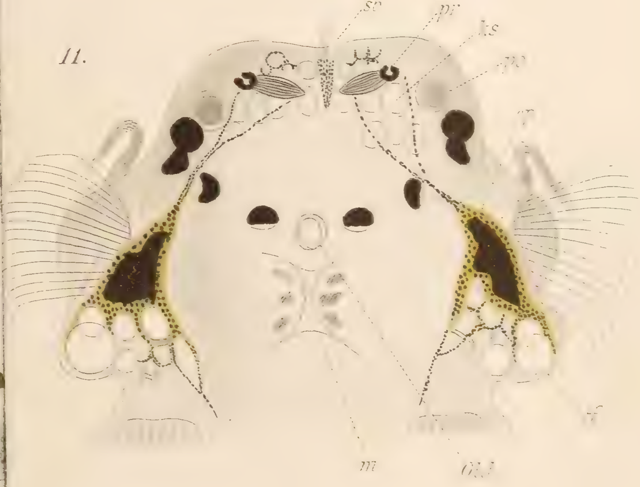
Fig. 29.



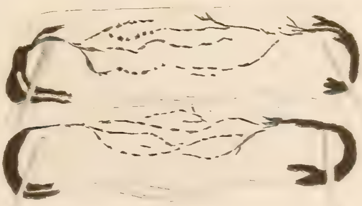
10.



11.

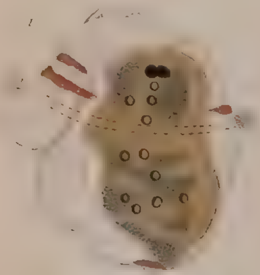

sb
pr
ks
no
r
cf
m
ov

12.

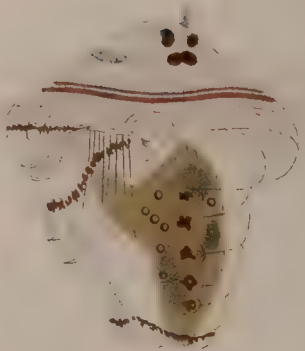


Nerine (13).

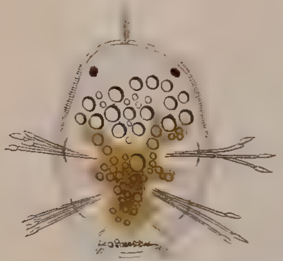
1.



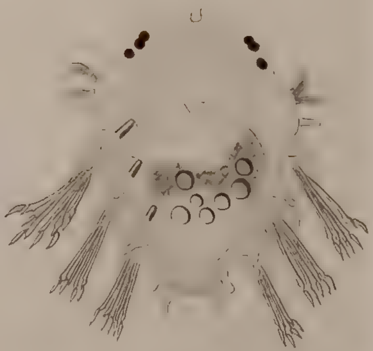
2.



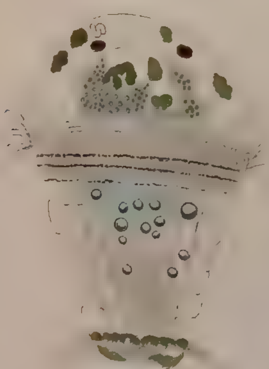
3.



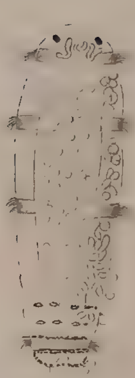
4.



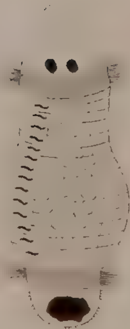
5.



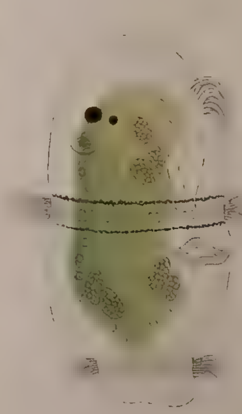
6.



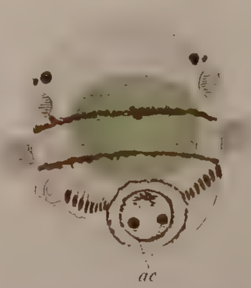
7.



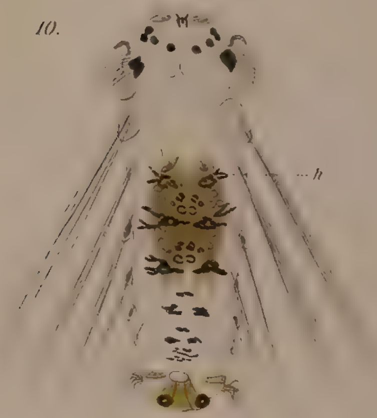
8.



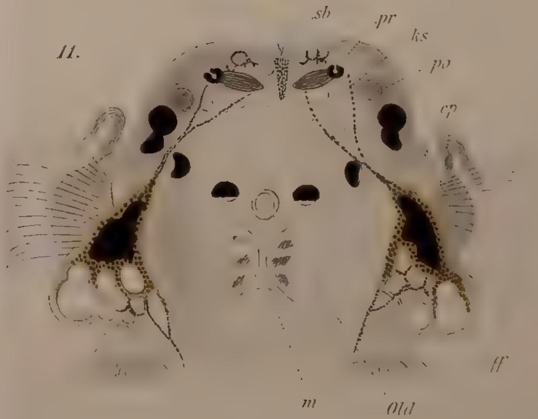
9.



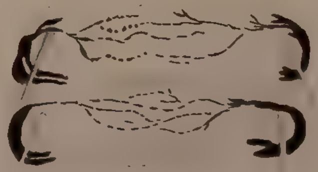
10.



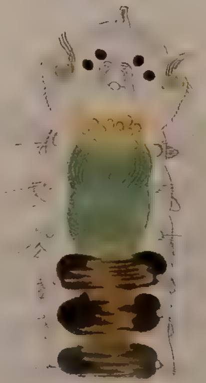
11.


sb
pr
ks
po
cp
ff
m
Old

12.



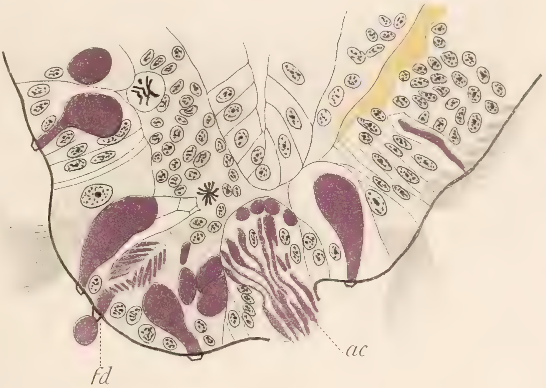
13.

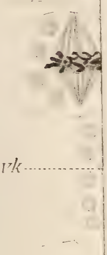


Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

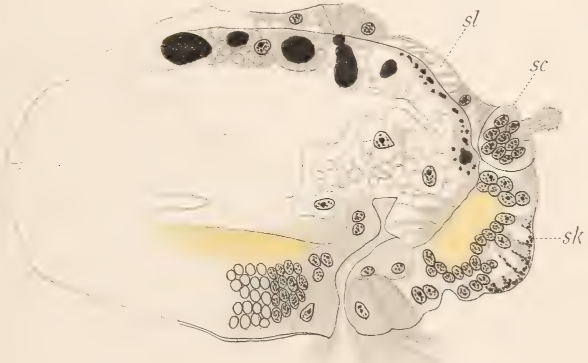
Polynoë (1-2) Eunicide (3-4) Nephthys (5) Syllide (6-7) Phyllodocide (8-9) Spio (10-12) Nerine (13).

22.

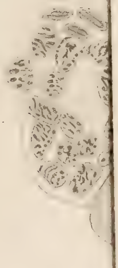


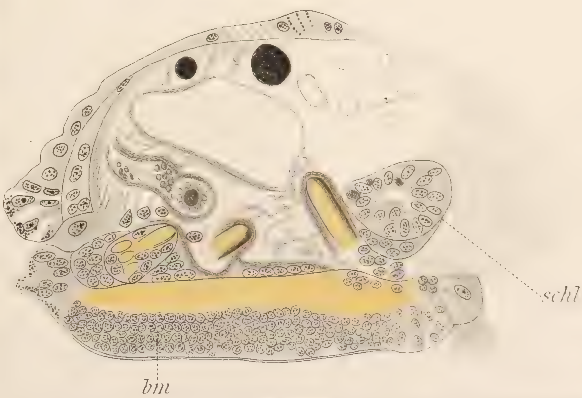


25.a



25.b



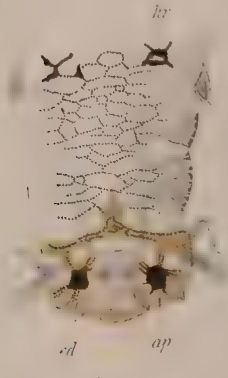


V. Haecker del.

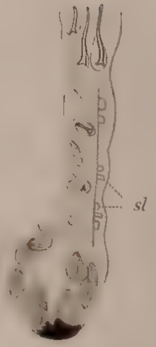
[illegible]

) *Eunicide (25a-b).*

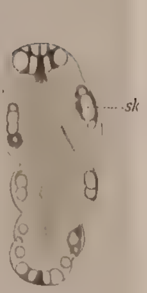
14.



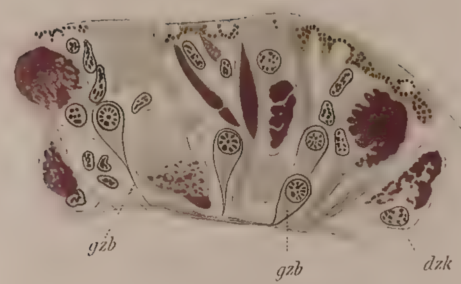
15.



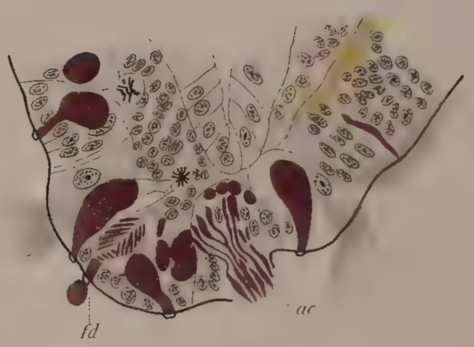
16.



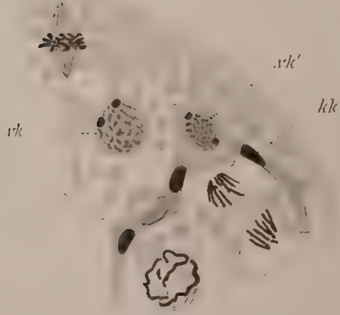
20.



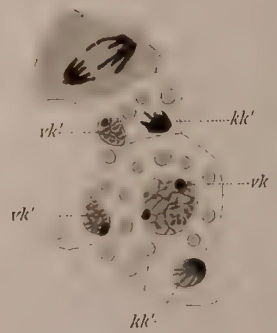
22.



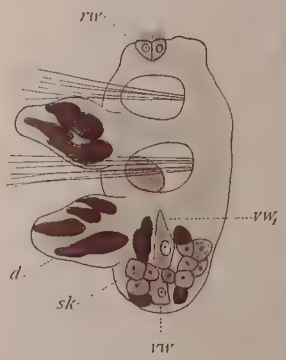
17.



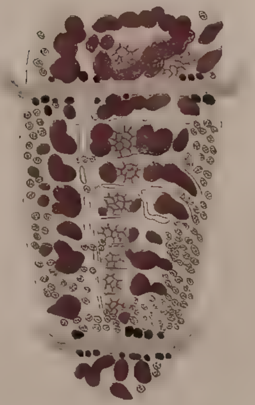
17a.


kk'
vk'
vk
vk'
kk'

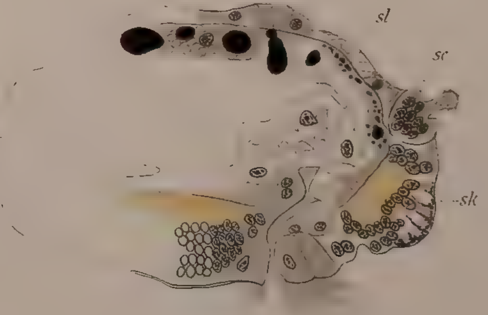
24.


rw
vw₁
d
sk
rw

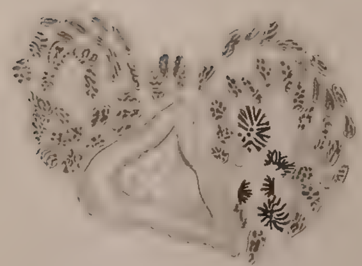
21.



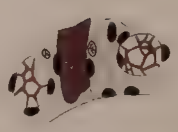
25a.



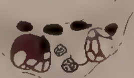
19.



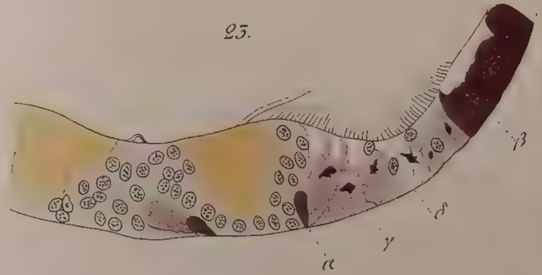
18.



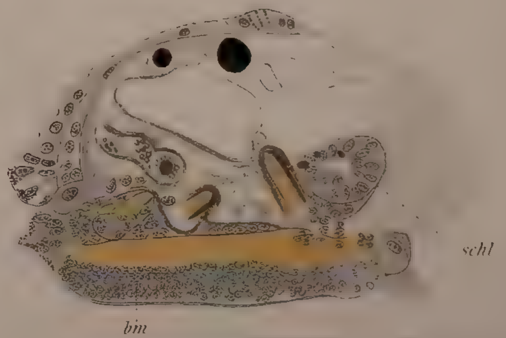
18a.



23.



25b.

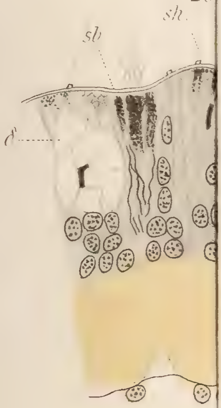


Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

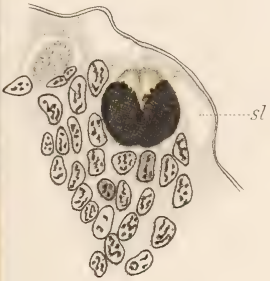
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.

Spio (14, 23-24) Magelona (15) Ophryotrocha (16-18) Nephthys (19) Phyllodocide (20) Syllide (21-22) Eunicide (25a-b).

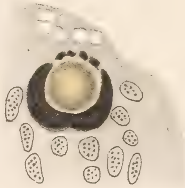
26



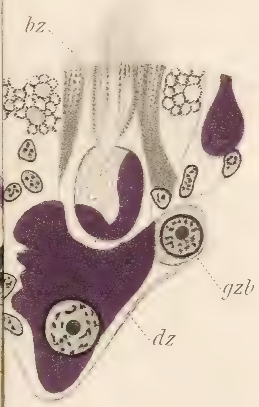
38.



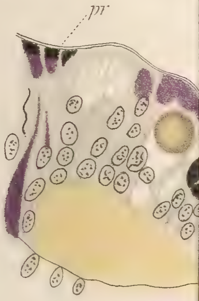
39.



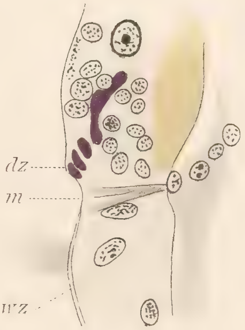
40.



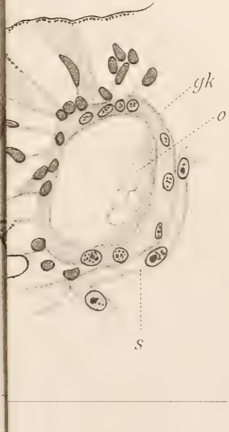
27.



41.

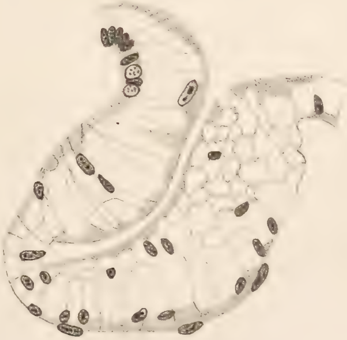


42.

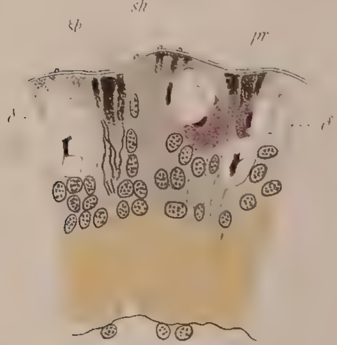


32.

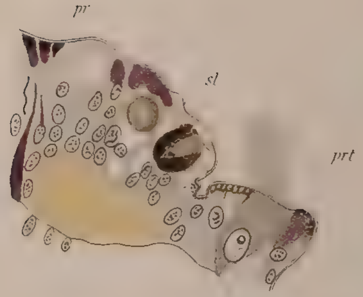
43.



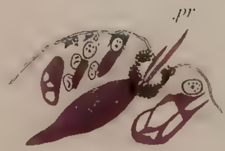
26.



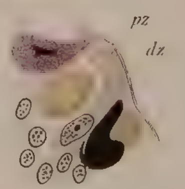
27



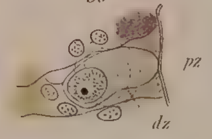
28



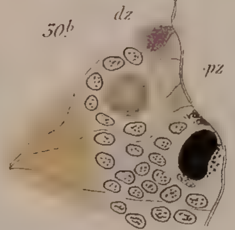
29



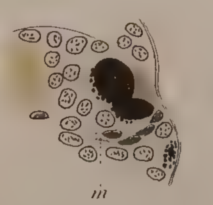
30a



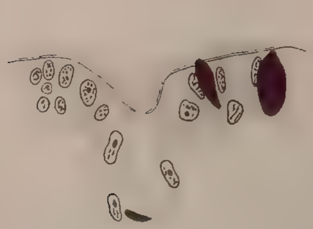
30b



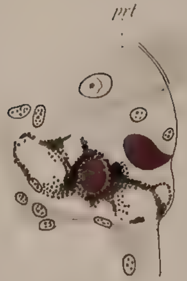
31.



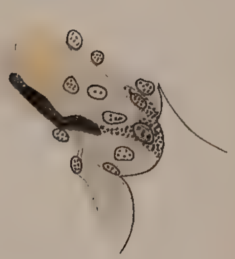
32.



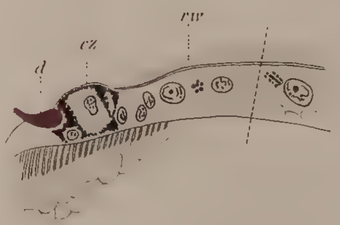
33.



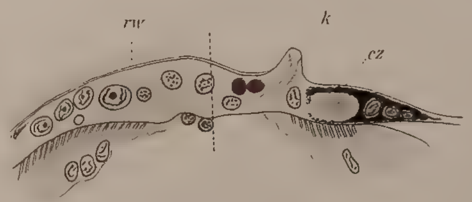
34.



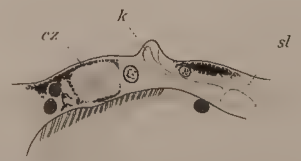
35.



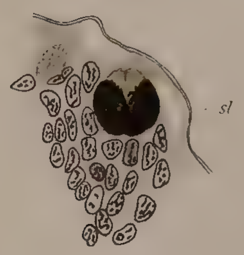
36.



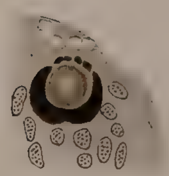
37.



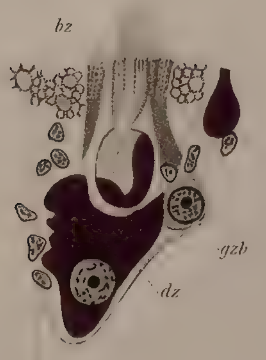
38.



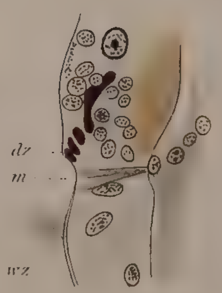
39.



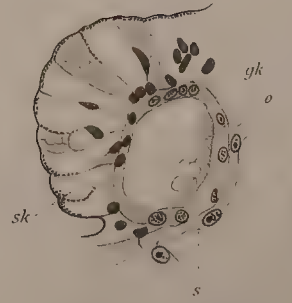
40.



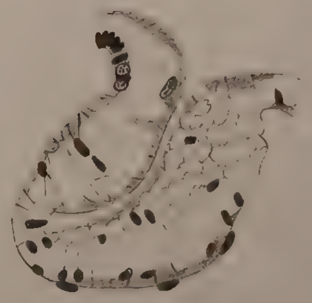
41.



42.



43.



Spio (26-37) Nephthys (38) Phyllodocide (39-40) Polynoë (41) Terebella (42) Magelona (43).

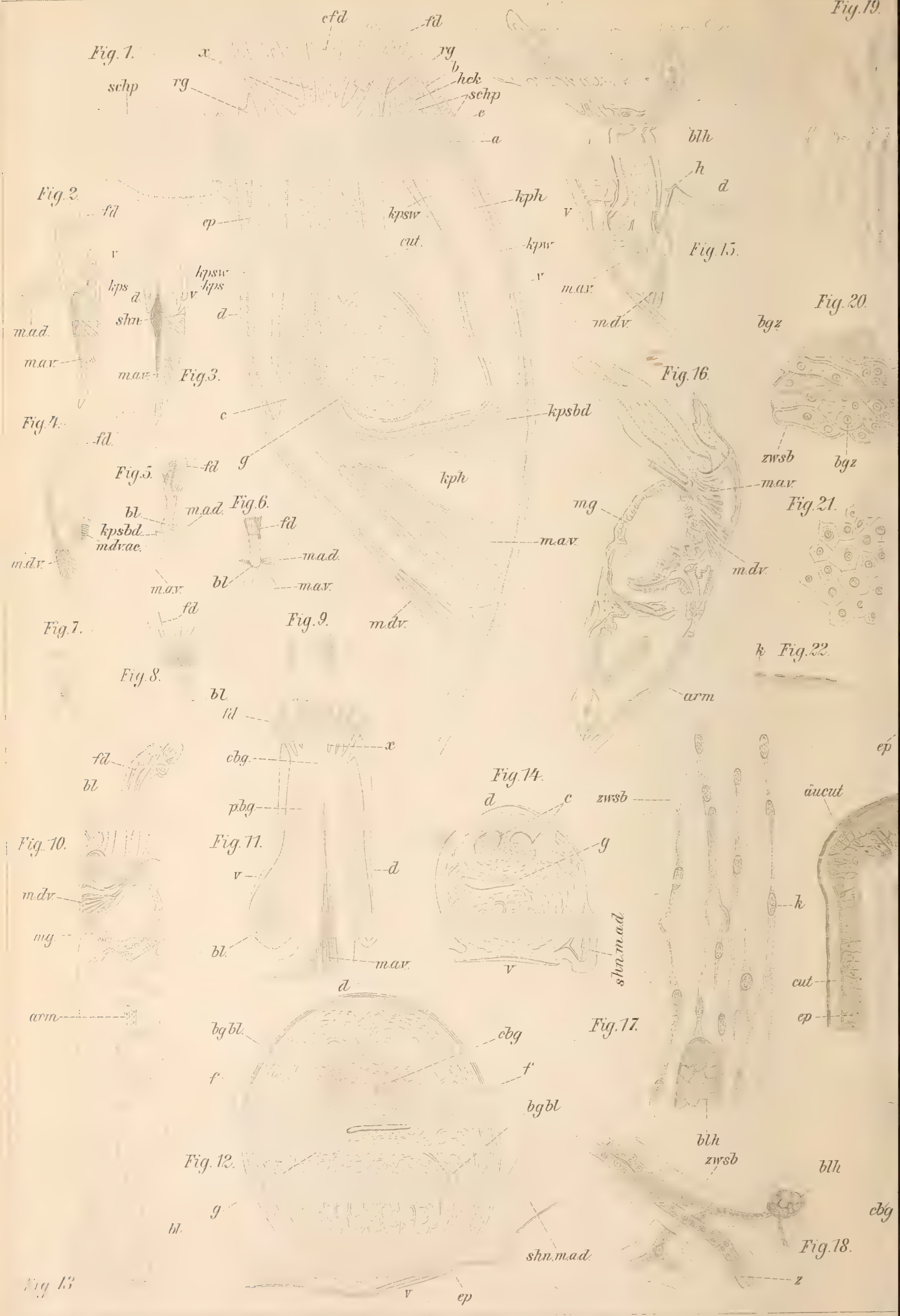


Fig. 19.
Fig. 1.
cfd
fd
x
rg
b
hck
schp
e
schp
rg
a
blh
h
d
Fig. 2.
fd
ep
kpsw
kph
v
cut.
kpw
Fig. 15.
v
lps
kpsw
lps
d
v
d
shn
m.a.d.
m.a.v.
m.a.v.
m.d.v.
Fig. 3.
v
Fig. 20.
bgz
Fig. 16.
c
kpsbd
Fig. 4.
fd.
g
Fig. 5.
fd
kph
zwsb
bgz
m.a.v.
bl
m.a.d.
Fig. 6.
fd
kpsbd
mdv.ac.
m.d.v.
m.a.d.
mg
m.a.v.
Fig. 21.
bl
m.a.v.
m.a.v.
m.d.v.
fd
Fig. 7.
Fig. 9.
m.d.v.
k
Fig. 22.
Fig. 8.
bl
fd
arm
fd
bl
cbg
x
ep
p.bg
Fig. 14.
d
c
zwsb
äucut
Fig. 10.
Fig. 11.
g
v
d
m.dv.
k
mg
bl.
m.a.v.
v
shn.m.a.d
cut
d
arm
ep
bg bl.
cbg
Fig. 17.
f
f
bgbl
blh
Fig. 12.
zwsb
blh
g
cbg
bl.
shn.m.a.d.
Fig. 18.
Fig. 13.
z
v
ep

Fig. 26.

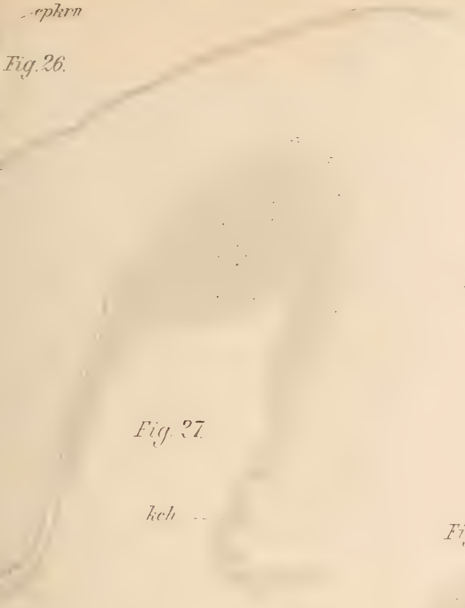


Fig. 27.

Fig. 32.

Fig. 27a

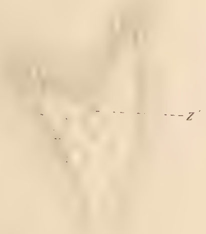


Fig. 28.

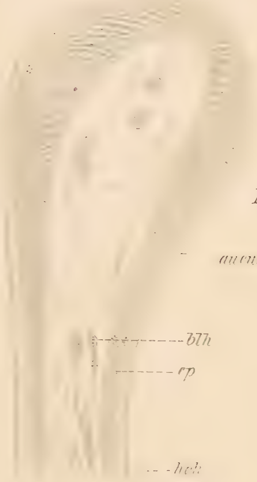
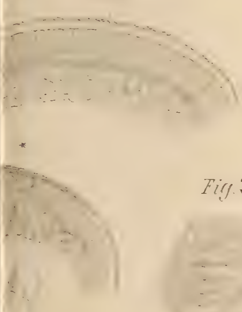

zz
blh
ep
hch

Fig. 30.

Fig. 33
aucut
zwr
zwsb


aucut
blh
bgz

23.

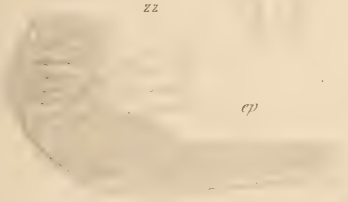
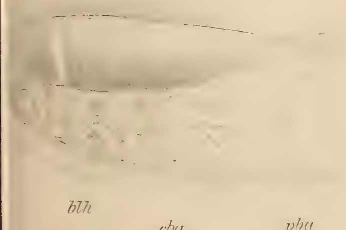

zz
ep
y
aucut

Fig. 29.

Fig. 34.

24.

Fig. 25


ep
aucut
blh
cbg
pbg

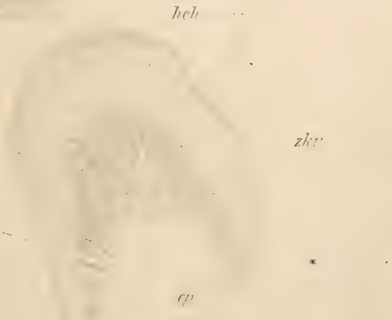

zz
hch
zkr
ep

Fig. 31.

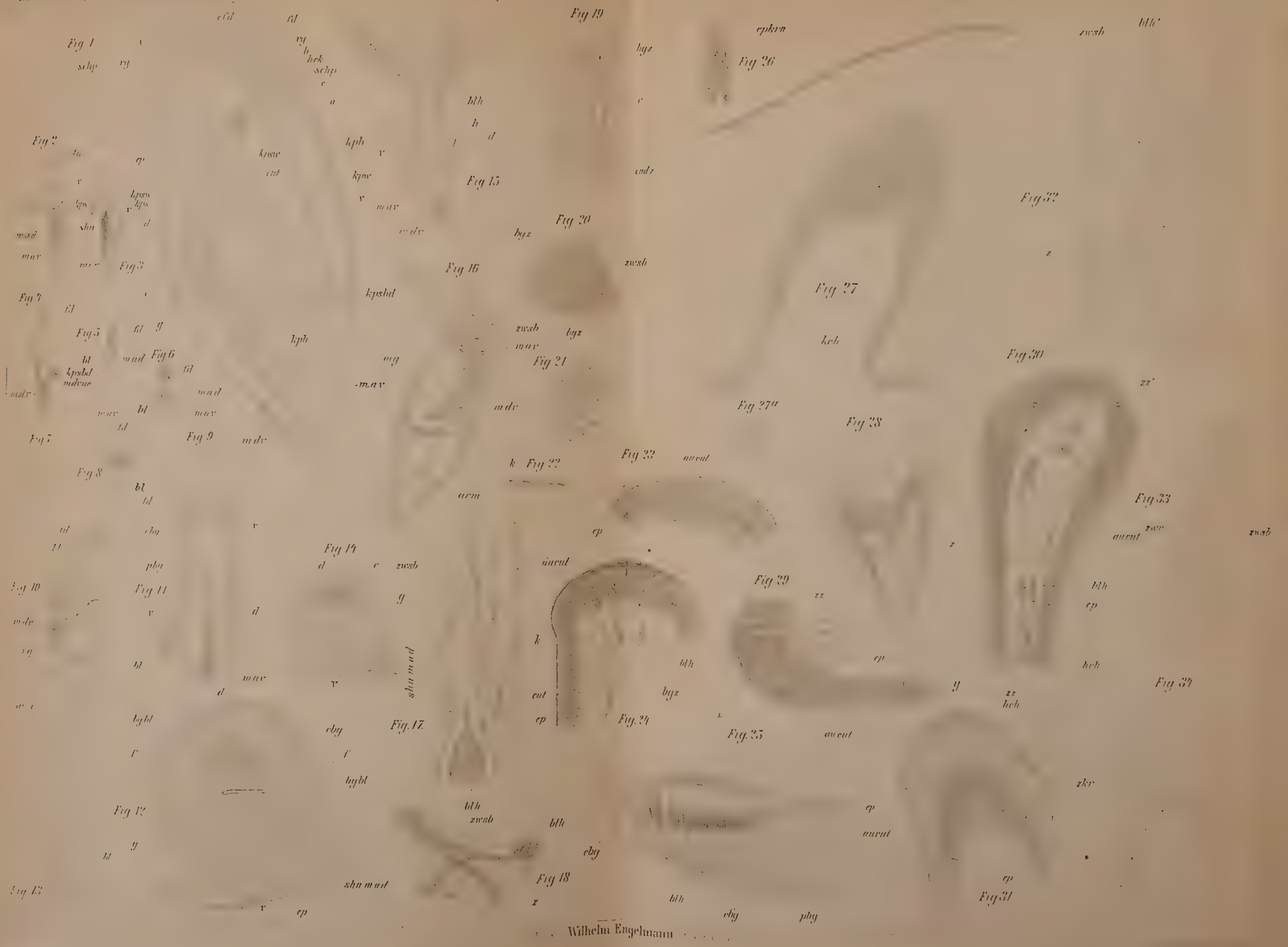


Fig. 1
schp
rg
cfd
fd
rg
h
hck
schp
c
a
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 27a
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30
Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
kpsw
cut
kph
kpw
mav
mdv
kpshd
mad
mdr
bl
fd
g
mg
d
v
c
zwsb
cbg
pbg
bgbl
shmad
blh
bgz
cndz
epkrn
blh'
arm
k
aucut
cp
hch
zz
zz'
zkr
zwr
z
y

Wilhelm Engelmann

Fig. 35.

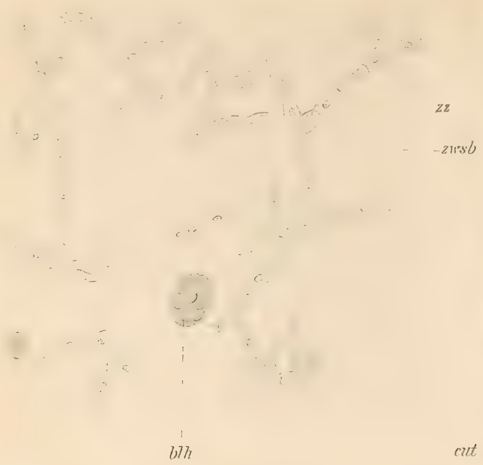


Fig. 44.

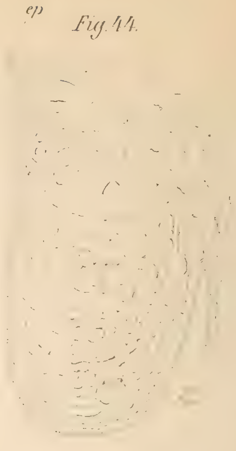


Fig. 45.

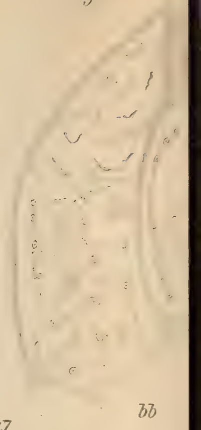


Fig. 36.

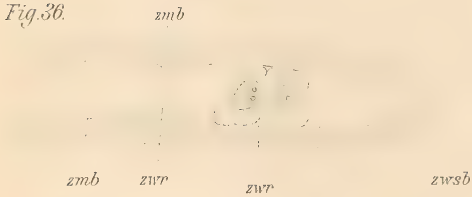

zmb
zmb
zwr
zwr
zwsb

Fig. 46.

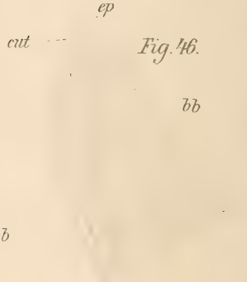


Fig. 47.

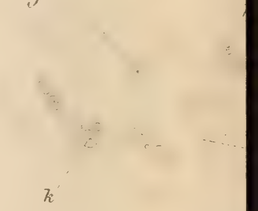


Fig. 49.

Fig. 37.

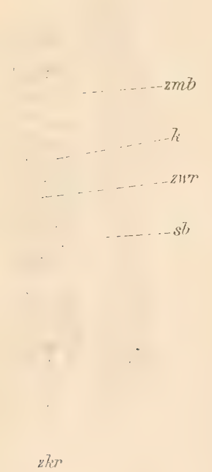

zmb
k
zwr
sb
zkr

Fig. 39.

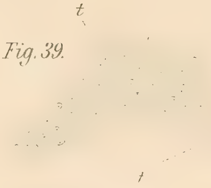


Fig. 48.

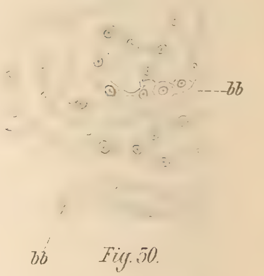


Fig. 40.

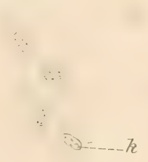


Fig. 41.

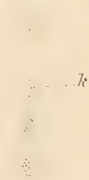


Fig. 50.

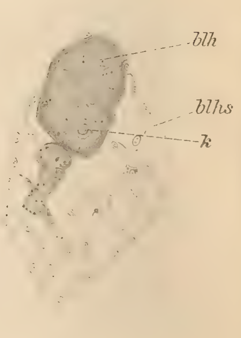


Fig. 75.

Fig. 38.

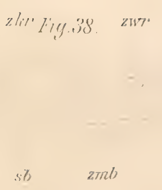

zkr
zwr
sb
zmb

Fig. 42.

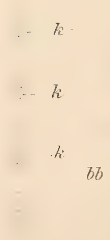
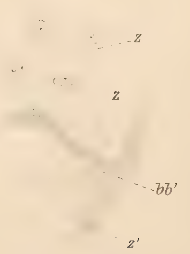


Fig. 43.



Verlag v. Wilhel

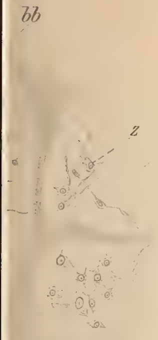


Fig. 51.

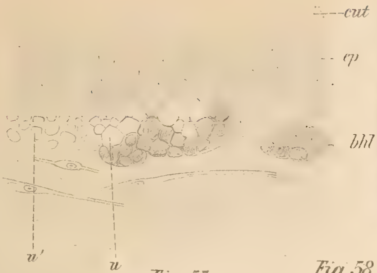

cut
ep
bhl
u'
u

Fig. 52.

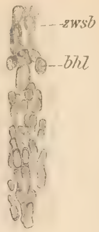


Fig. 53.

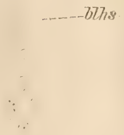


Fig. 54.

Fig. 55.

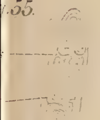


Fig. 56.

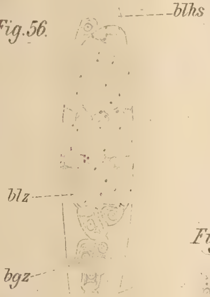

blhs
blz
bgz

Fig. 57.

Fig. 58.

Fig. 59.

Fig. 60.

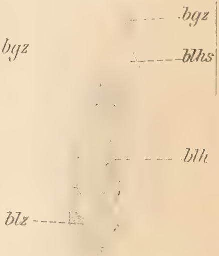

bgz
blhs
blh
blz

Fig. 61.

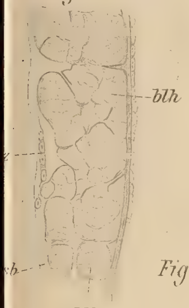


Fig. 62.

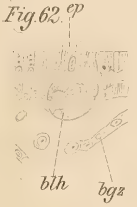


Fig. 63.

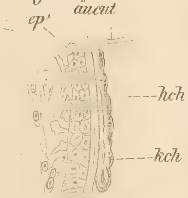

ep'
äucut
hch
kch

Fig. 64.

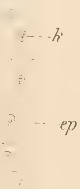


Fig. 65.

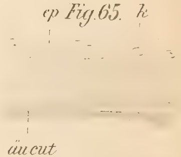


Fig. 66.

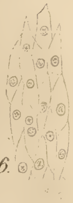


Fig. 67.

Fig. 68.

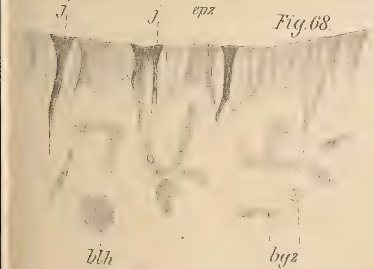

J
J
epz
blh
bgz

Fig. 69.

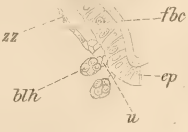

fbc
zz
blh
ep
u

Fig. 70.

hch
äucut
fbc

Fig. 71.

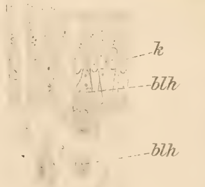


Fig. 72.

Fig. 73.

Fig. 74.

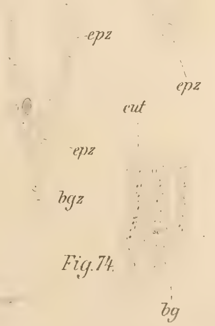
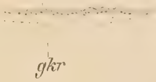

epz
epz
cut
epz
bgz
bg

Fig. 76.

Fig. 77.

fd
äucut
fbc
fd

Fig. 78.



lmann in Leipzig

Fig. 35.

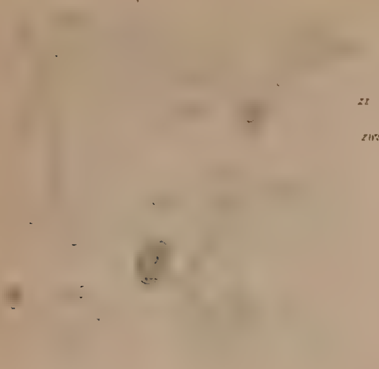


Fig. 44.

cut
ep
zz
zwsb
ep

Fig. 45.

Fig. 51.

Fig. 52.

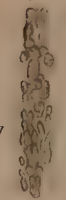

cut
zwsb
ep
bhl

Fig. 53.

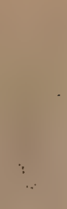


Fig. 54.

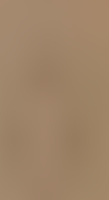


Fig. 36.

blh
zmb
cut
zmb
zwr
zwr
zwsb

Fig. 46.

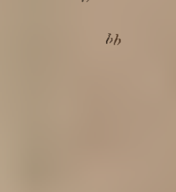


Fig. 47.

Fig. 55.

Fig. 56.

Fig. 57.

Fig. 58.

Fig. 59.

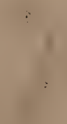


Fig. 60.

byz
blhs
blh
blz

Fig. 37.

Fig. 39.

t
zmb
k
zwr
t
sb

Fig. 40.

Fig. 41.

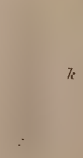


Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 61.

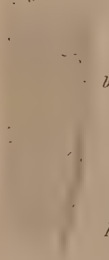


Fig. 62.

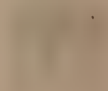

ep
blh
byz
zz

Fig. 63.

ep'
aucut
hch
hch
fbc
ep
u

Fig. 64.

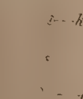


Fig. 65.

Fig. 67.

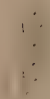


Fig. 70.

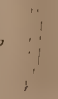


Fig. 72.

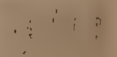


Fig. 66.

blh
J
J
epz
blh
byz

Fig. 68.

Fig. 69.

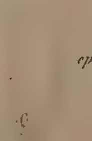

epz
cut
epz
epz

Fig. 71.

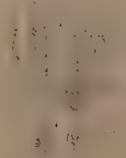


Fig. 73.

Fig. 42.

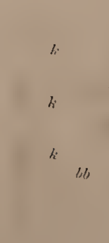


Fig. 43.

Fig. 50.

k
bb
blh
blhs
k

Fig. 75.

Fig. 38.

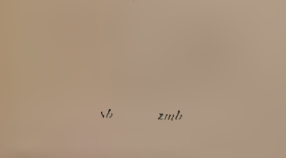

zkr
zkr
zwr
sb
zmb

Fig. 74.

Fig. 76.

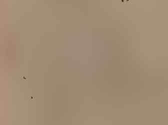


Fig. 78.

Fig. 77.

fd
aucut
fbc
fd

Verl. v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXII.

Fig. 79.

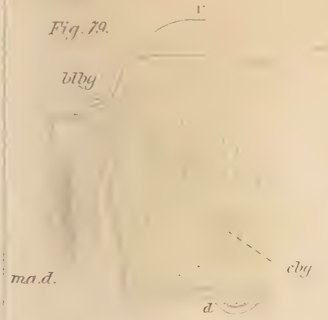
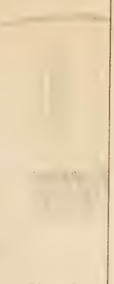

blbg
ma.d.
cbg
d

Fig. 85.



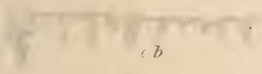


Fig. 84.

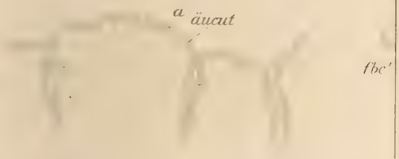


Fig. 92.

Fig.

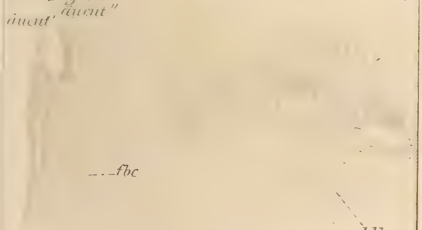
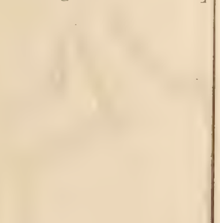

äucut'
äucut''
fbc
blh

Fig. 94.

Fig. 95.



F

Fig. 103.

Fig. 102.

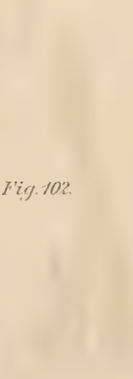


Fig. 101.

Fig. 79.

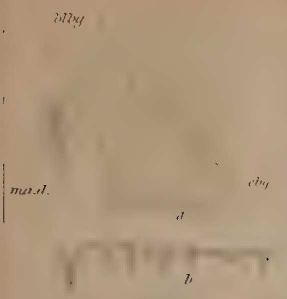

δlbg
mad.
cbg
d
b

Fig. 80.

Fig. 81.

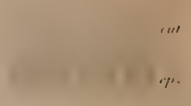


Fig. 82.

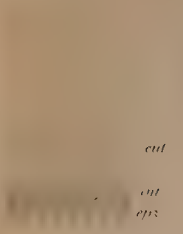


Fig. 83.

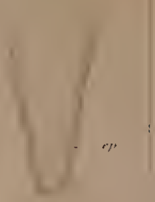


Fig. 85.

Fig. 86.

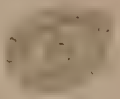


Fig. 84.

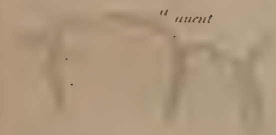


Fig. 87.

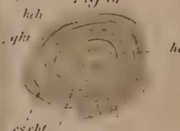

ep
kch
gkz
hch
escht

Fig. 89.

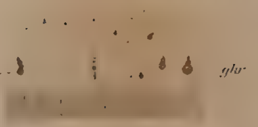


Fig. 90.

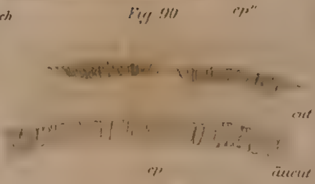

ep"
cut
ep
äucut

Fig. 91.

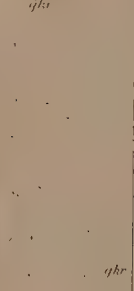


Fig. 92.

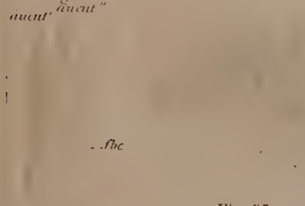

äucut'
äucut"
fbc

Fig. 93.

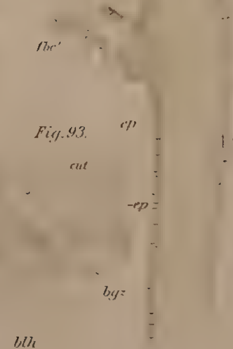

fbc'
ep
cut
ep
bgz

Fig. 88.

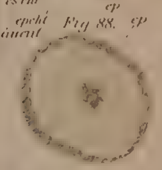

epcht
äucut
ep
ep

Fig. 99.

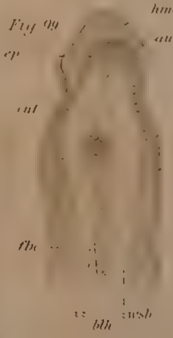

hmch'
aucut
äucut
ep
cut
fbc
zwsb
blh

Fig. 100.

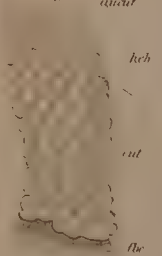

aucut
kch
cut
fbc

Fig. 98.

Fig. 94.

Fig. 95.

Fig. 96.

Fig. 97.

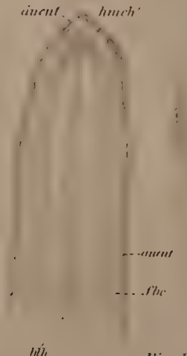

äucut
hmch'
aucut
fbc
blh
ep

Fig. 103.

Fig. 102.

Fig. 101.

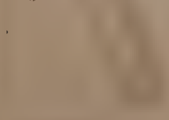


Fig. 105.

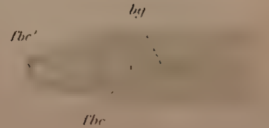


Fig. 104.

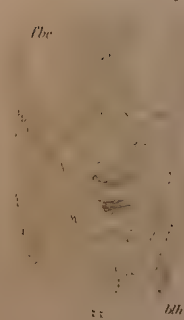


Fig. 106.

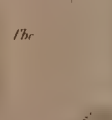
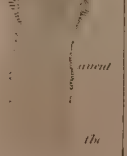


Fig. 107.

Fig. 108.



Wilhelm Engelmann

Fig.109.

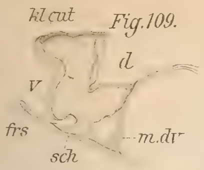

kl cut
d
V
frs
sch
m.dv

Fig.111.

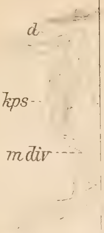


Fig.110.

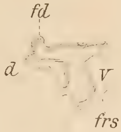


Fig.119.

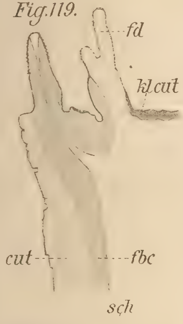

fd
kl cut
cut
fbc
sch

Fig.120.

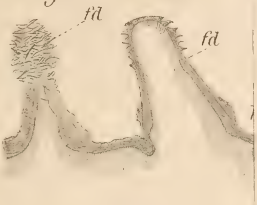


Fig.121.

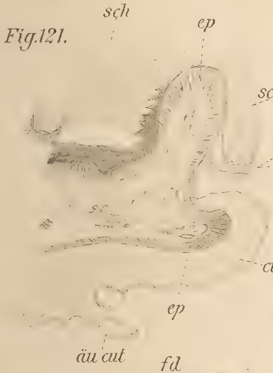

ep
cut
ep
äu cut

Fig.122.

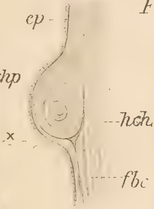

ep
schp
×
hch
fbc

Fig.1

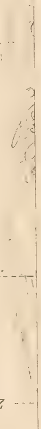


Fig.123.

Fig.132.

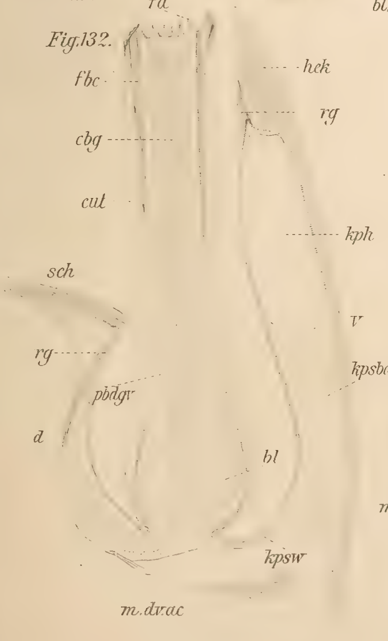
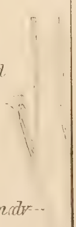

fd
fbc
cbg
cut
hck
rg
kph
sch
rg
pbdgv
d
V
kpsbd
bl
kpsw
m.dv.ac

Fig.1



Th. Ekman gez.

Fig. 109.

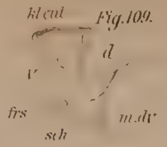

kl cut
d
v
frs
sch
m.dv

Fig. 110.

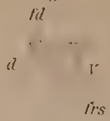


Fig. 111.

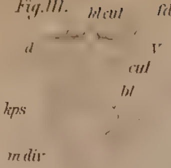

kl cut
fd
d
v
cut
bl
kps
m dv

Fig. 113

Fig. 112.

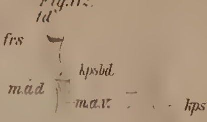

fd
frs
kpsbd
m.ad
m.av.
kpsw

Fig. 114.

Fig. 115.

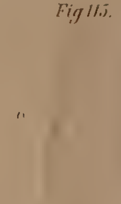


Fig. 116.

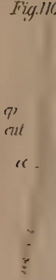


Fig. 118

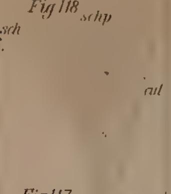

sch
schp
cut
kpsw

Fig. 117.

shn
m dv
sch
cp

Fig. 119.

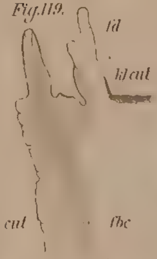

fd
kl cut
cut
fbc
sch

Fig. 120.

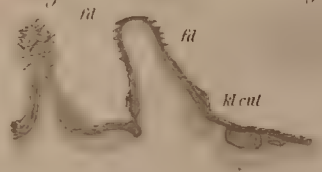

fd
fd
kl cut
cp

Fig. 124.

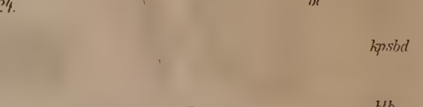

bl
kpsbd
blh

Fig. 126.

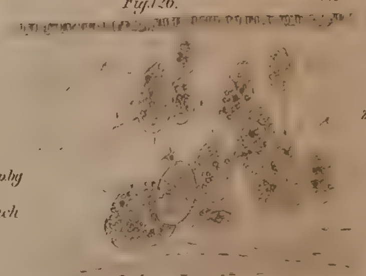

cp
zz
blh
cbg
zz

Fig. 121.

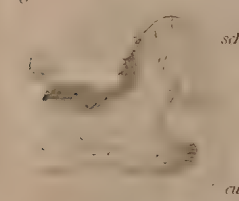


Fig. 122.

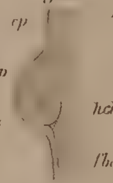


Fig. 123.

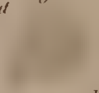


Fig. 125.

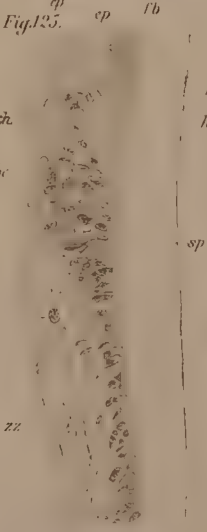

cp
fb
pbg
hch
blh
hck
rg
zz
sp
kph
blh

Fig. 127

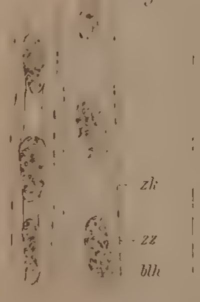


Fig. 128.

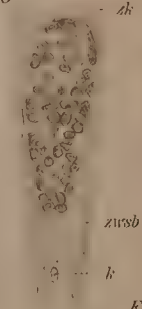


Fig. 129.

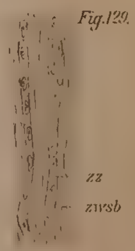


Fig. 130.

Fig. 131.

Fig. 132.

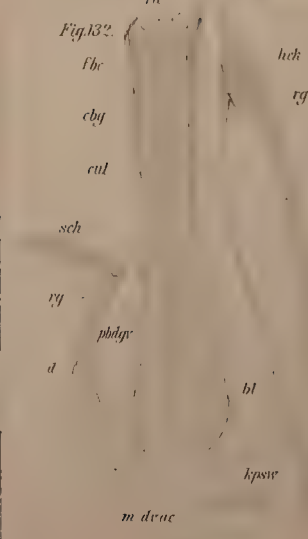

cp
äu cut
fd
fbc
cbg
cut
sch
rg
phdgr
d
bl
kpsw
m drac

Fig. 133.

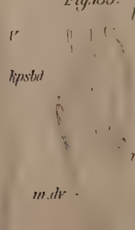

v
hck
kpsbd
m dvac
m.dv

Fig. 134.

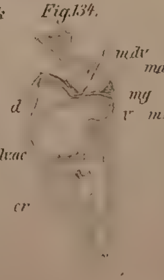

m.dv
mdv
mg
d
v
mav
cr

Fig. 135.

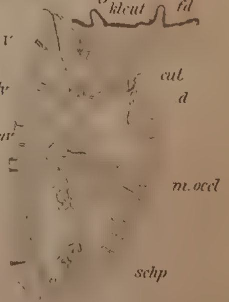
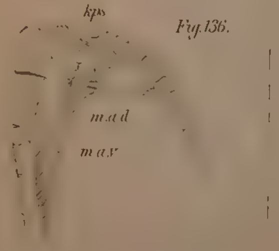

kl cut
fd
v
cut
d
m.occl
schp

Fig. 136.



Th. Ekman gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 1.

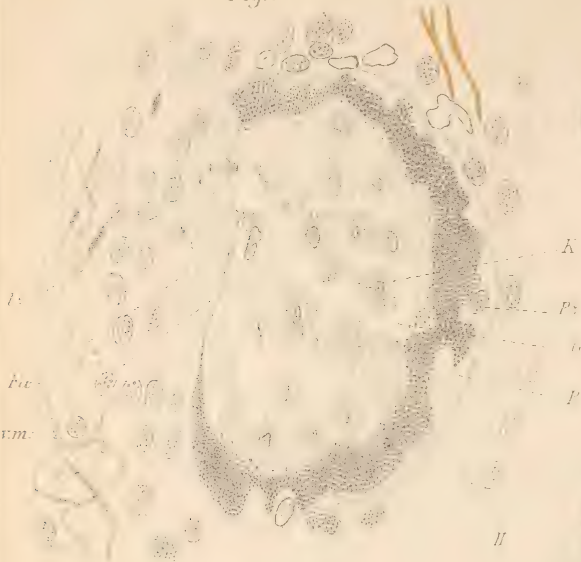
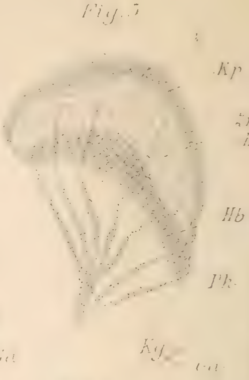

K
Pz
Ga
P
H
Fv
vm

Fig. 5.


P
Kp
Zw
H
Hb
Pk
Kg
Ga

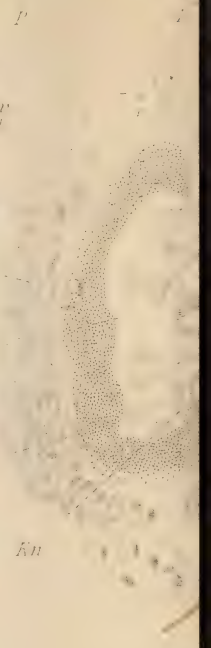


Fig. 6.

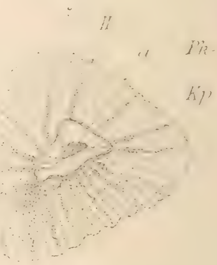


Fig. 3.

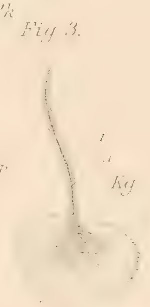


Fig. 2.

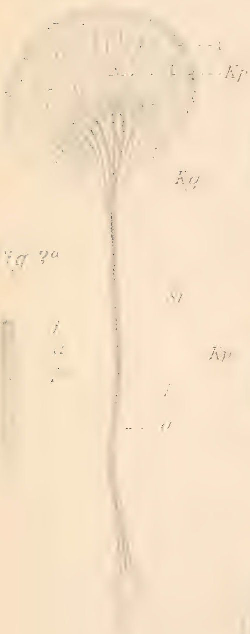


Fig. 2a

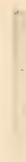


Fig. 8.

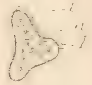


Fig. 7.

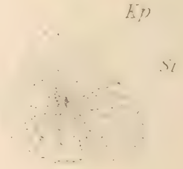


Fig. 11.

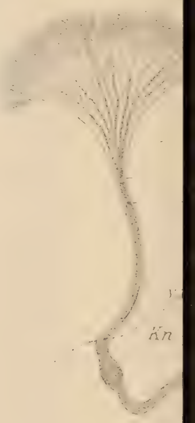


Fig. 4a

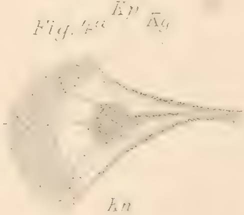


Fig. 9.

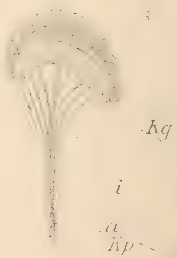


Fig. 4b

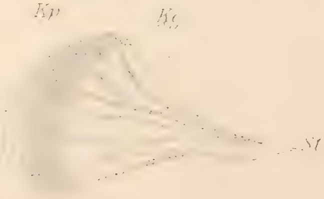
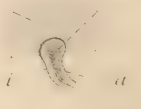
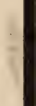


Fig. 17.





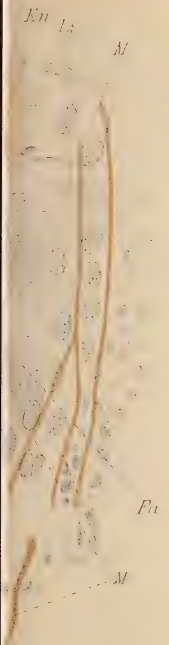


Fig. 12.

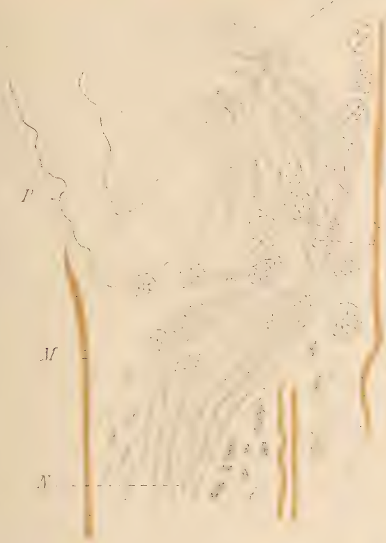


Fig. 14.

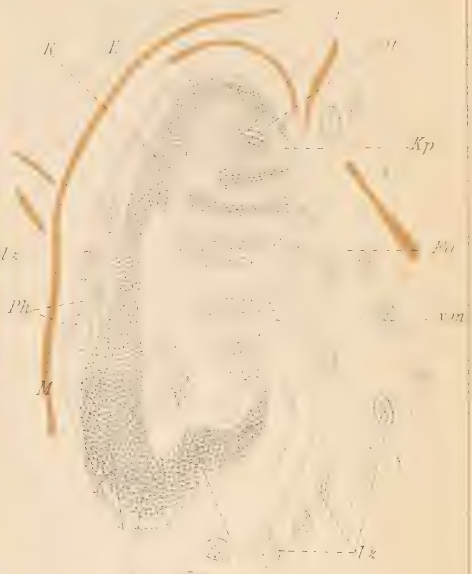

K
F
Kp
Fa
vm
Iz
Pk
M
Iz
Pz
Ga

Fig. 15.

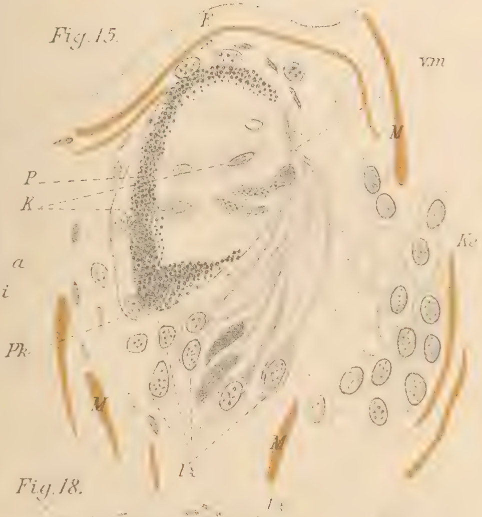

F
vm
M
P
K
Pk
M
Iz
M
Iz

Fig. 16.

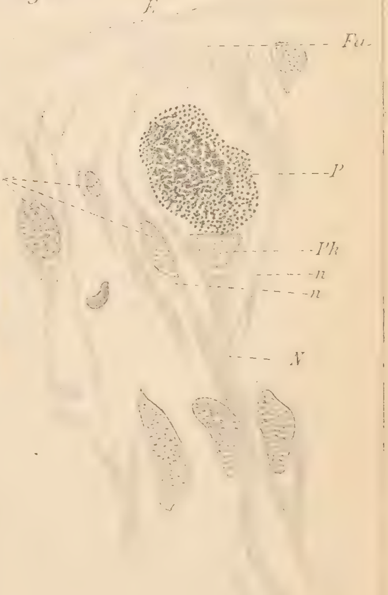

F
Fa
Ke
P
Pk
n
n
N

Fig. 13.

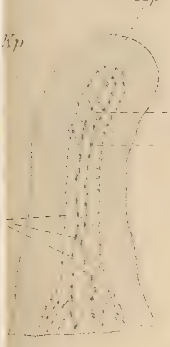
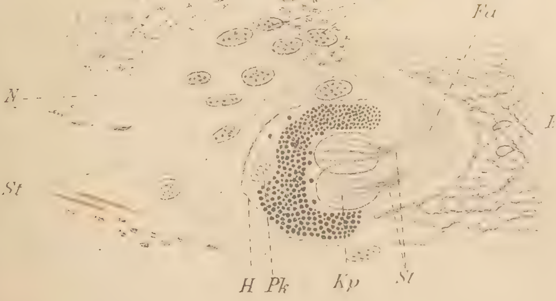


Fig. 18.


Fa
N
F
H
Pk
Kp
St

9.

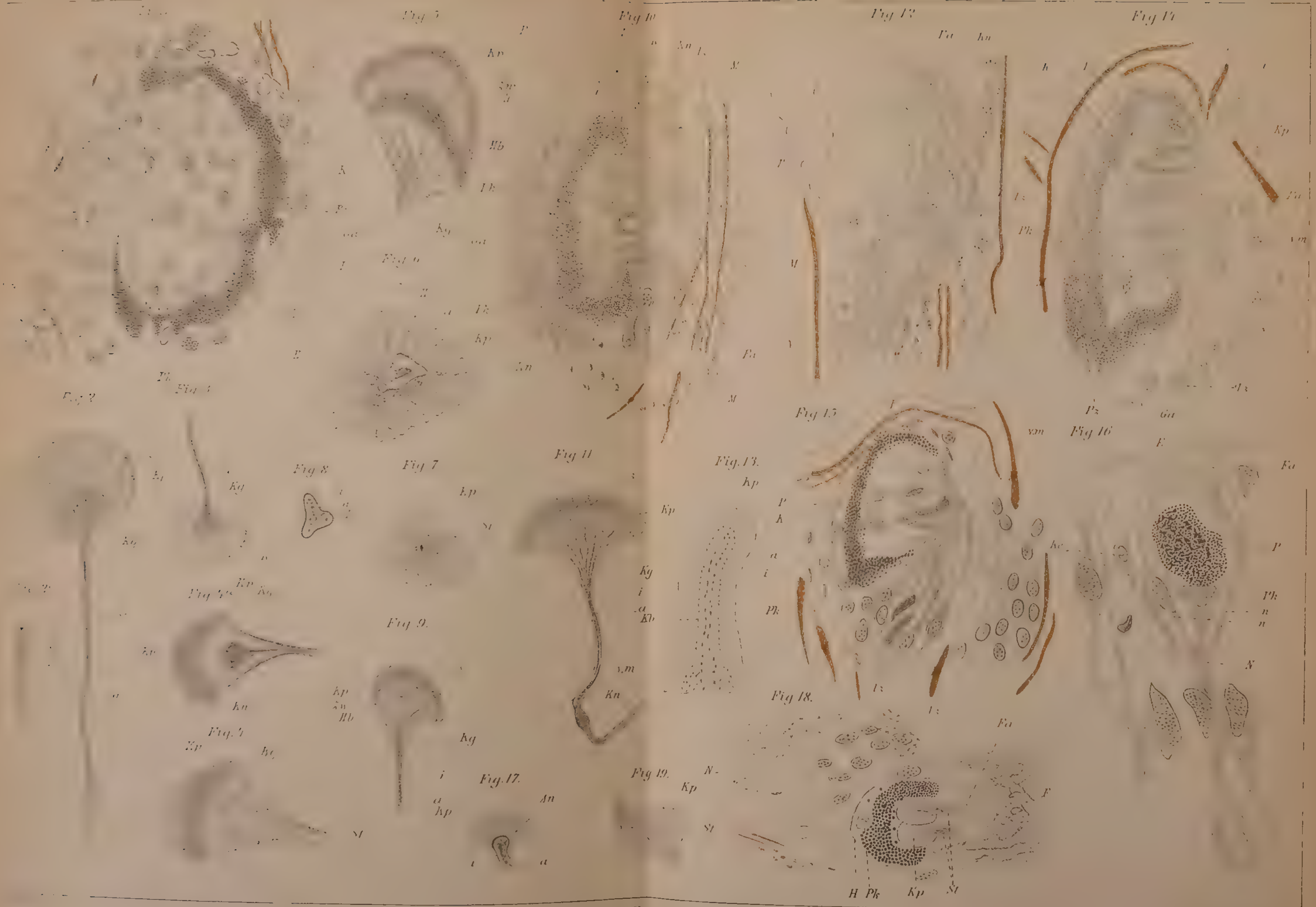


Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 4a
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13.
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Kp
Kg
Kn
Hb
Pk
Fa
St
vm
Pz
Ga
P
N
F
H
i
a
n

Wilhelm Engelmann

Fig. 20.

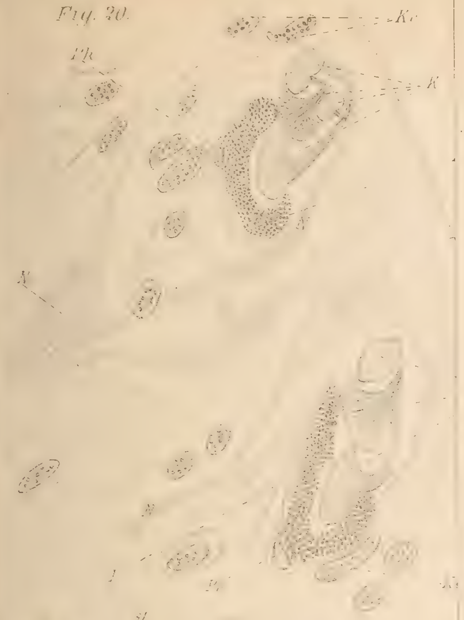


Fig. 21.

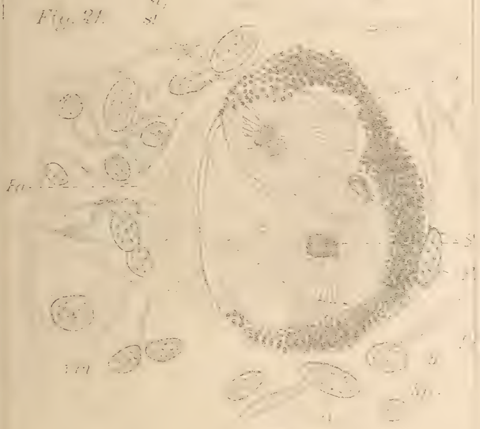


Fig. 22.

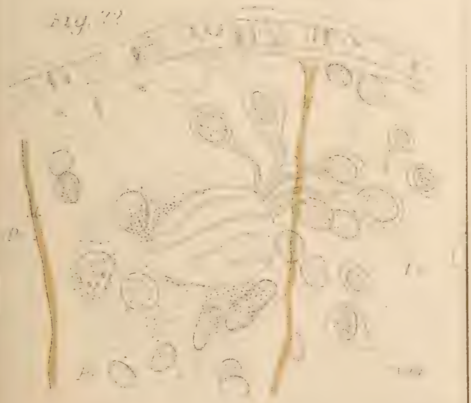


Fig. 20.

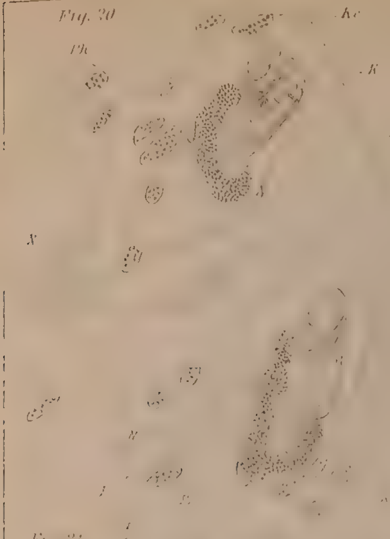


Fig. 23.

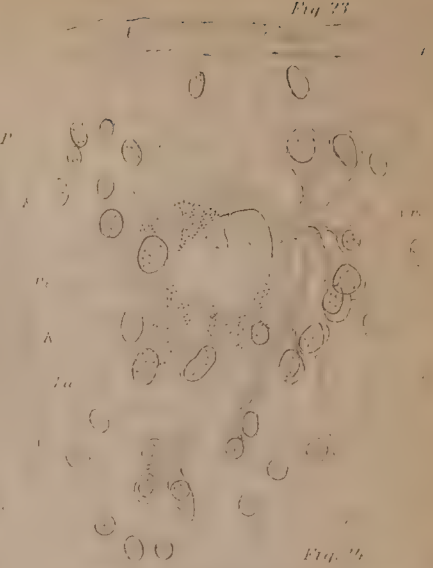


Fig. 27.

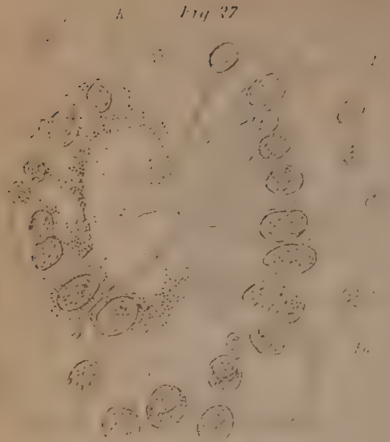


Fig. 21.

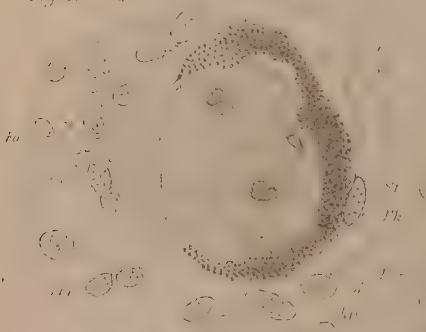


Fig. 24.

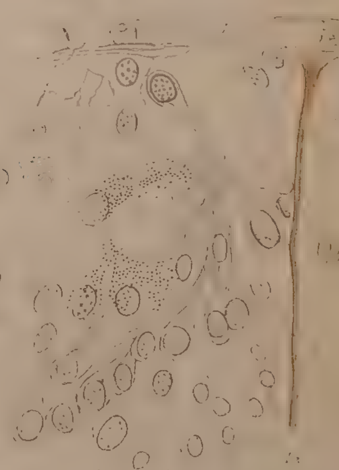


Fig. 25.

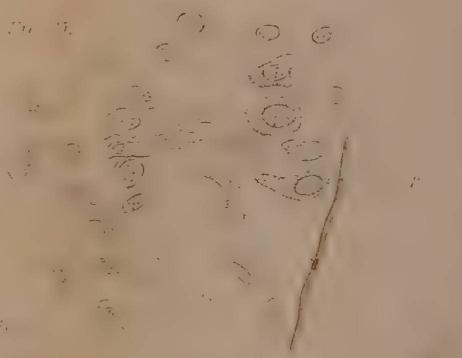


Fig. 22.

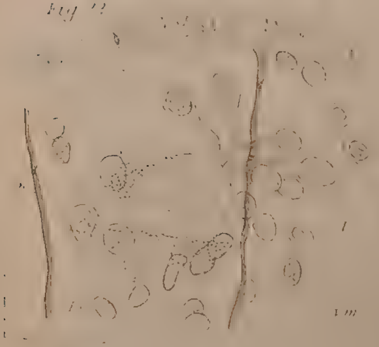


Fig. 26.

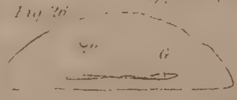
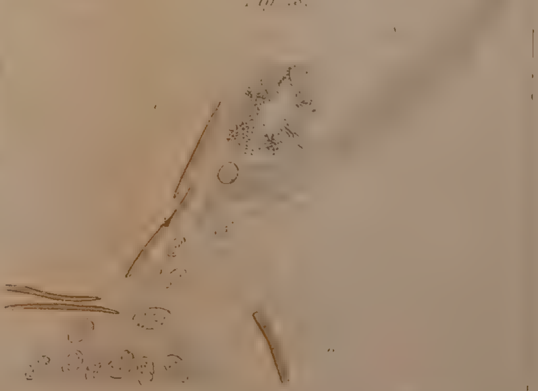
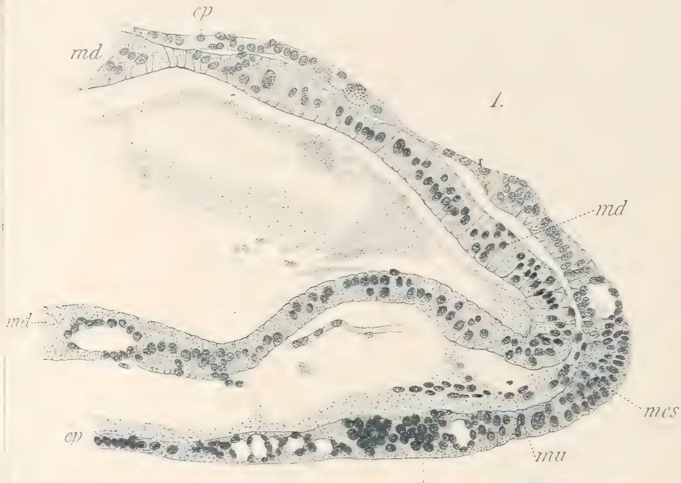


Fig. 29.

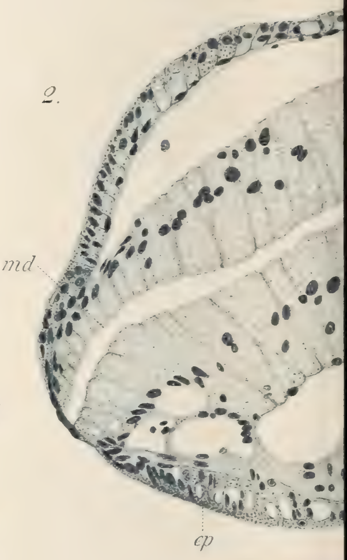
Fig. 28.



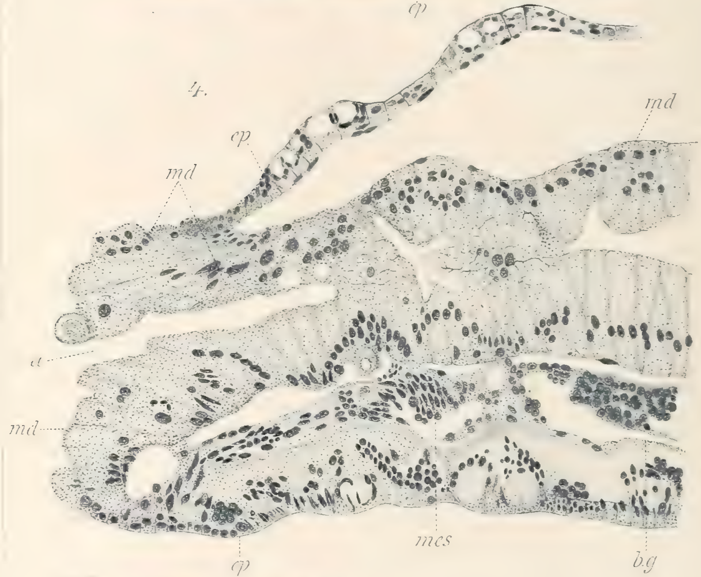
1.


cp
md
md
md
mes
ep
mu
ep

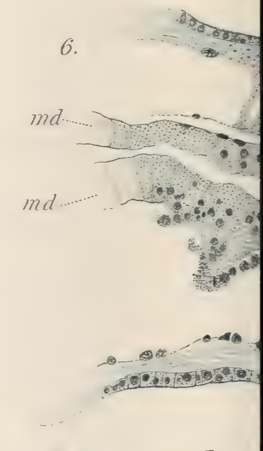
2.


md
ep

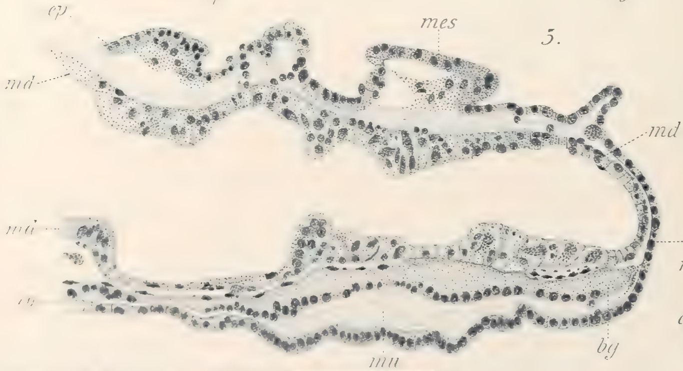
4.


cp
md
md
a
md
mes
ep
bg

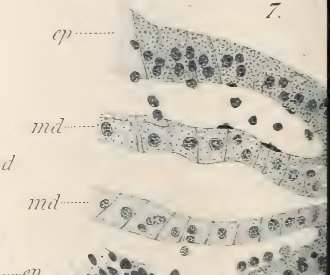
6.

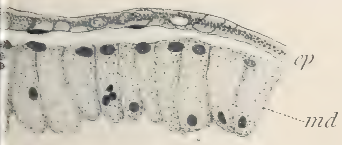

md
md

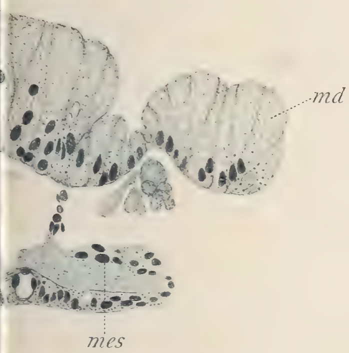
3.


ep.
mes
md
md
md
ep
bg
mu

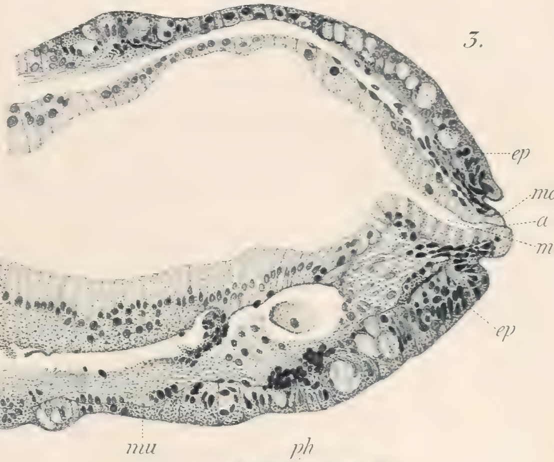
7.

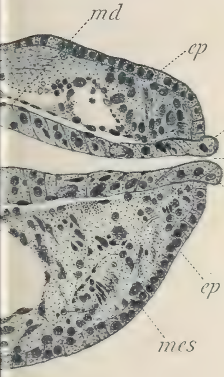

ep
md
md
mes
ep



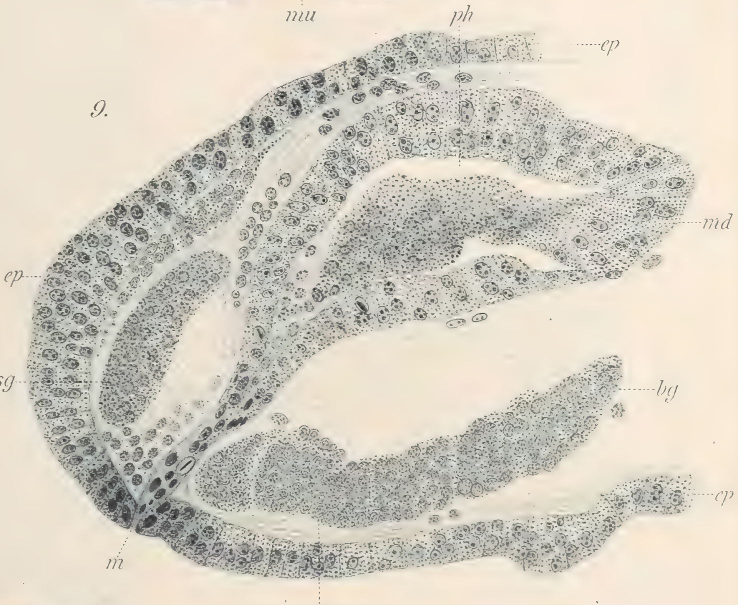


3.

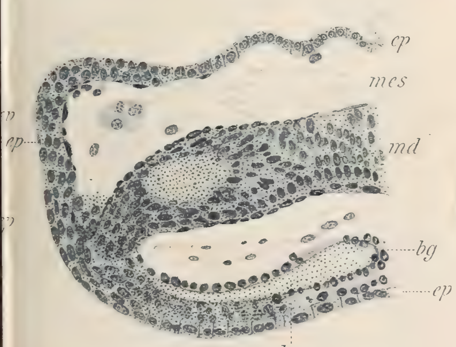

ep
md
a
md
ep
mu


md
ep
md
a
md
ep
mes

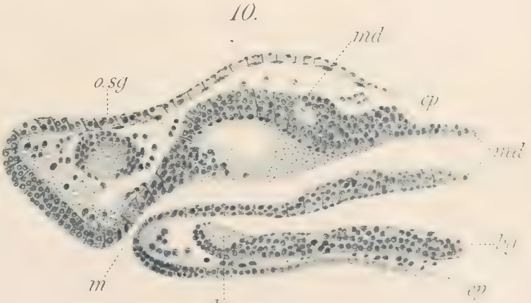
9.


ph
ep
md
ep
o.sg
bg
ep
m
bg

8.

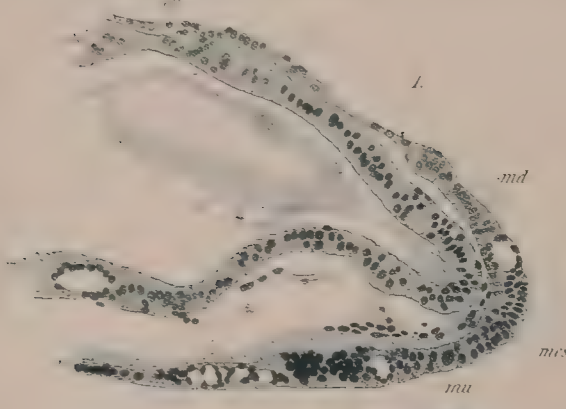

ep
mes
ep
ep
md
bg
ep
bg

10.

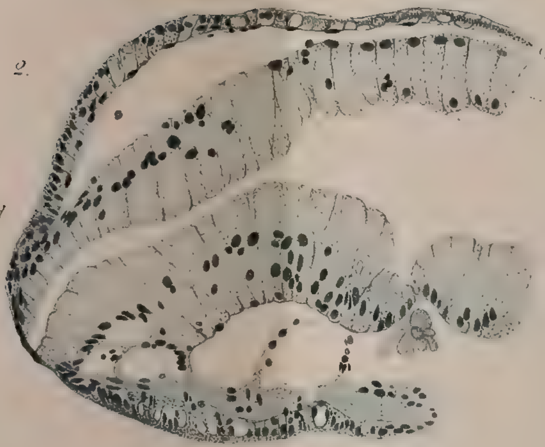

md
o.sg
ep
md
bg
m
bg
ep

[illegible] Leipzig.

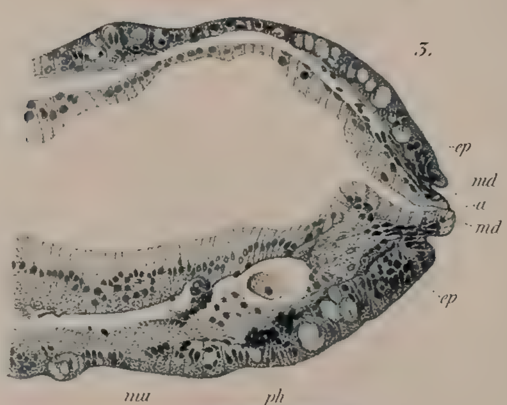
1.



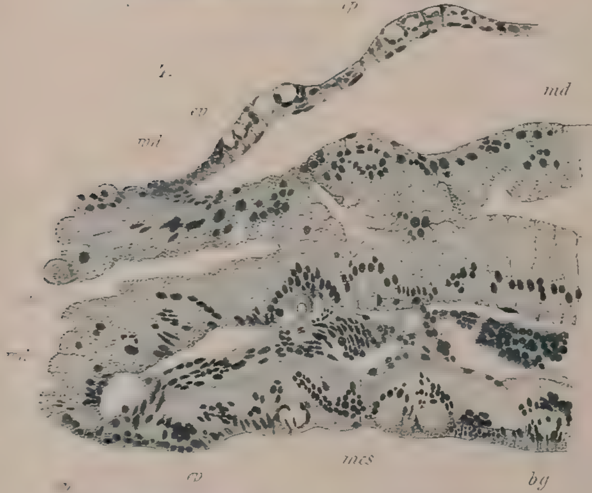
2.


ep
md
md
ep
mes

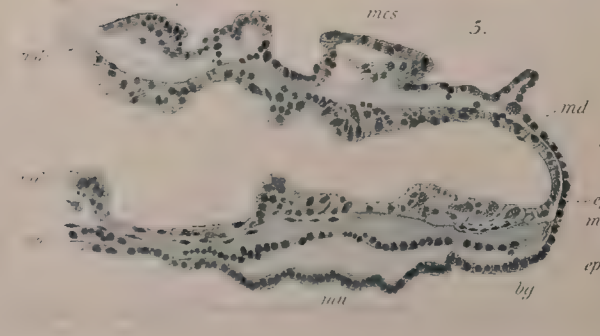
3.


ep
md
a
md
ep
mu
ph

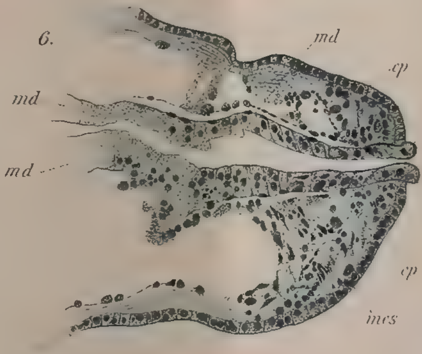
4.


ep
md
ep
md
mes
ep
bg

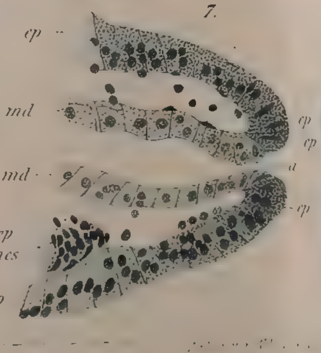
5.


mes
md
ep
mes
mu
bg

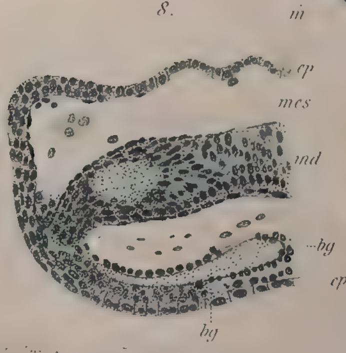
6.


md
ep
md
md
md
a
md
ep
mes

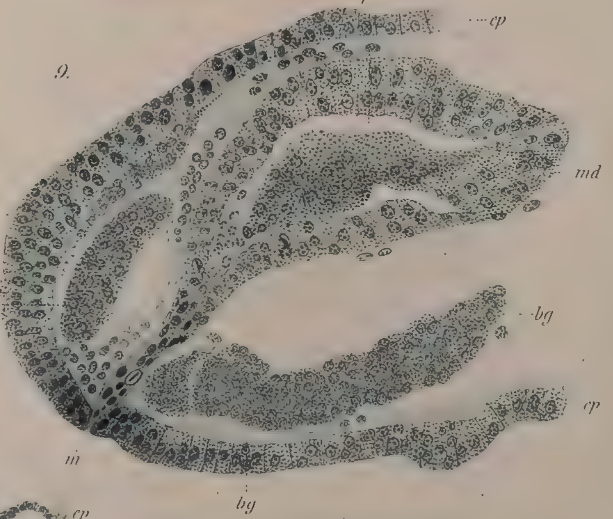
7.


ep
md
ep
ep
md
a
ep
mes
ep

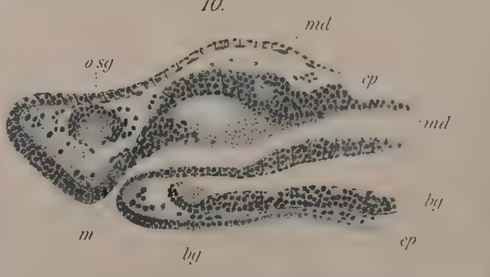
8.

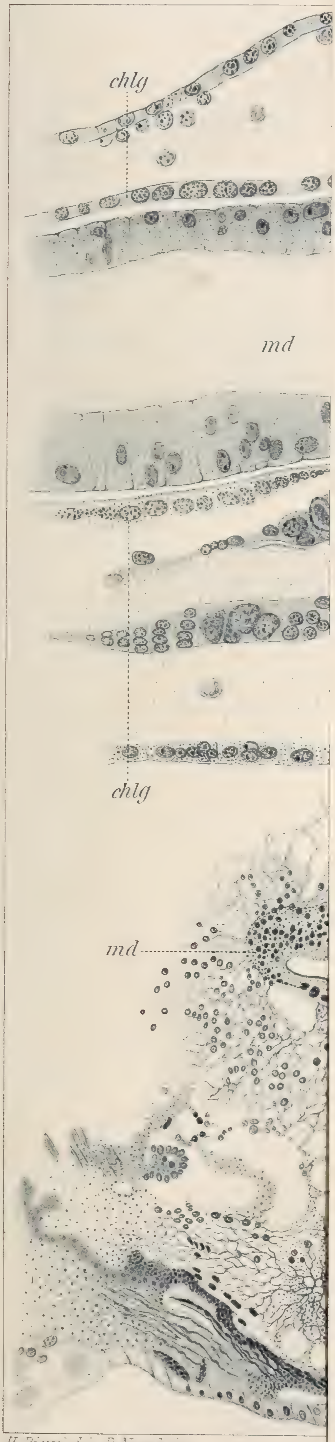

ep
mes
md
bg
ep
bg

9.


ep
md
ep
osg
bg
ep
m
bg

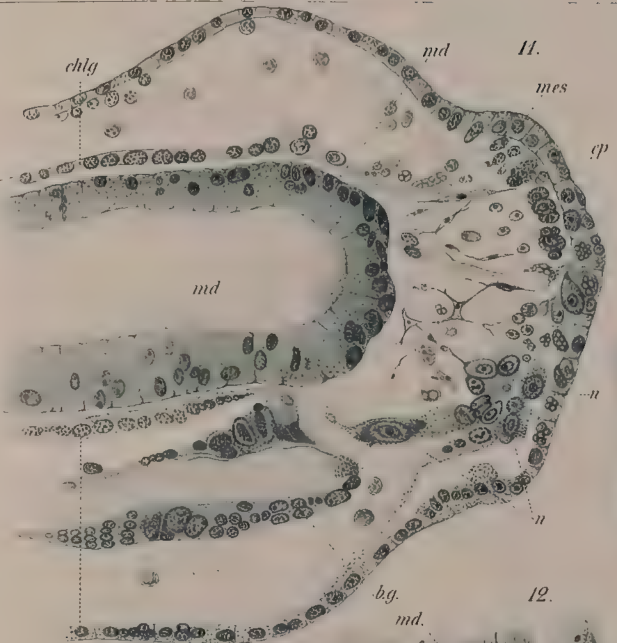
10.


md
osg
ep
md
bg
ep
m
bg

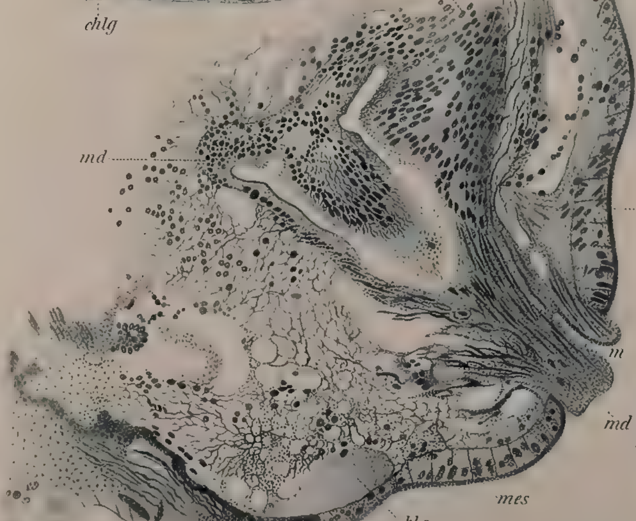

chlg
md
chlg
md

H. Rievel del. R. Noack lith.

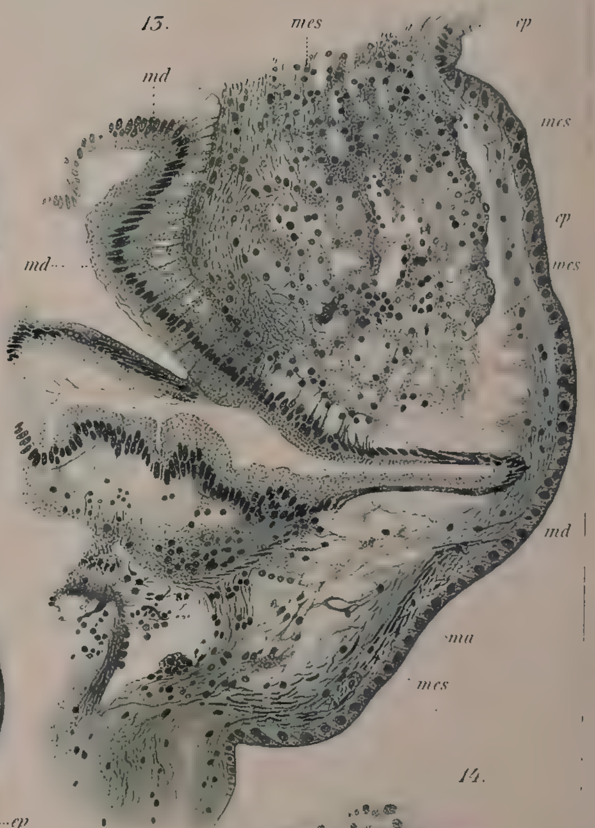
11.


md
mes
cp
chlg
md
n
n
b.g.
chlg

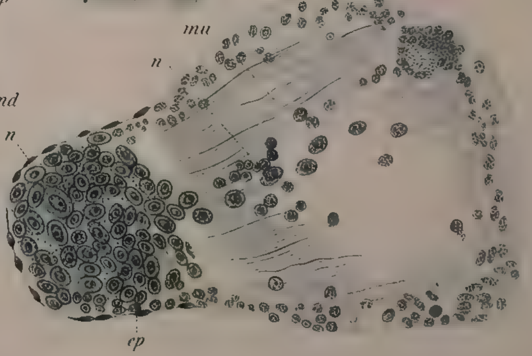
12.


md.
md
cp
md
m
md
mes
bl.s

13.


mes
cp
md
mes
cp
md
mes
md
mu
mes

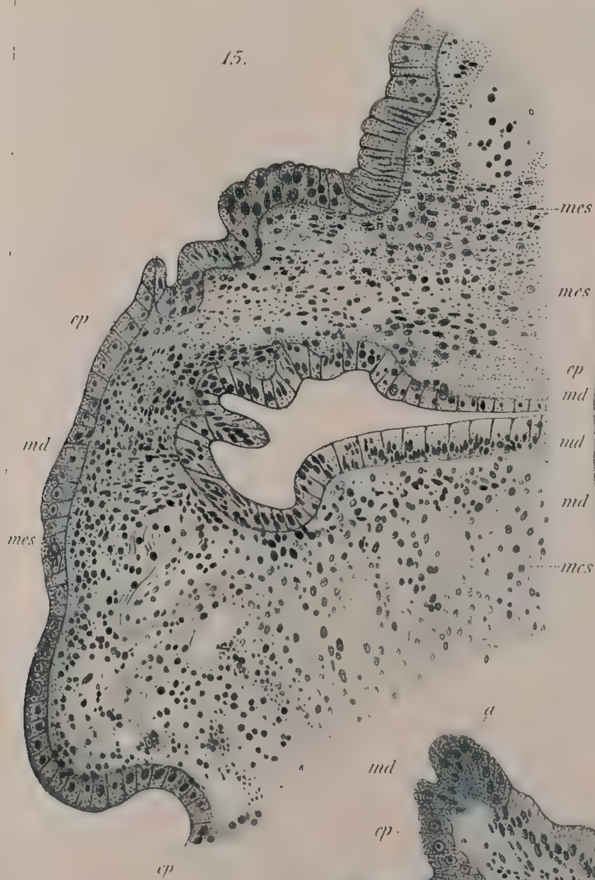
14.



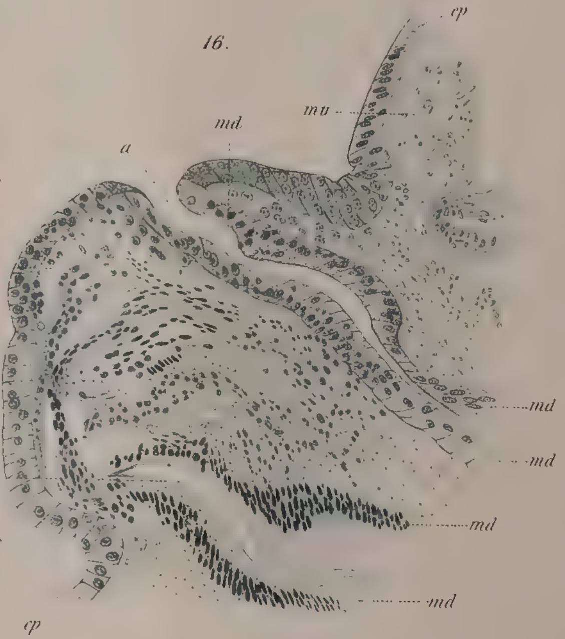
H. Rievel del. R. Noack fec.
Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

ep
md
mes
ep

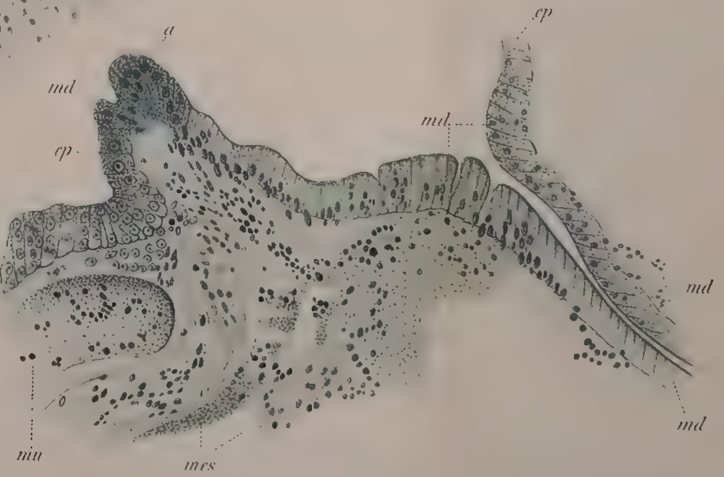
15.


mes
mes
ep
md
md
md
mes
ep
md
mes
cp

16.

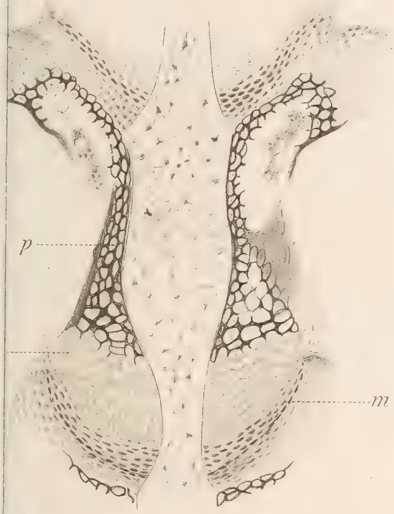

ep
mu
md
a
md
md
md
md
cp

17.

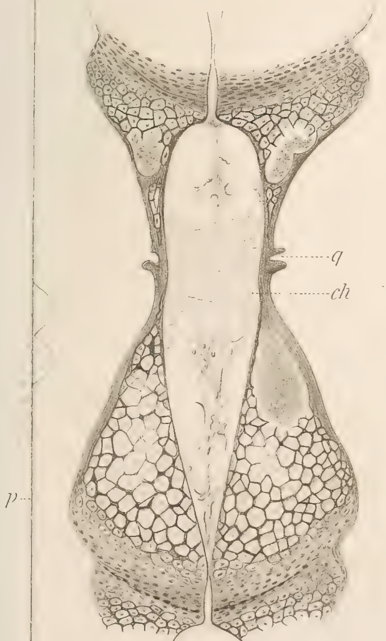

a
ep
md
cp
md
md
md
mu
mes

Verlag von [illegible]

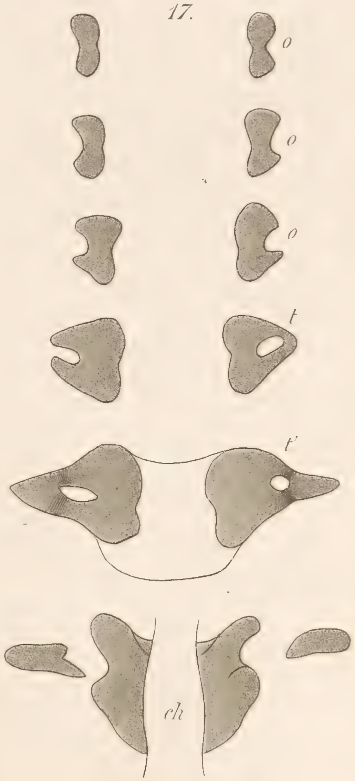
9.



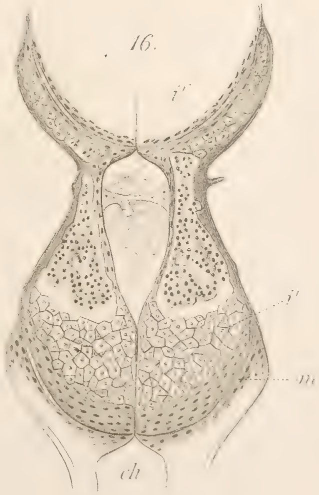
10.



17.

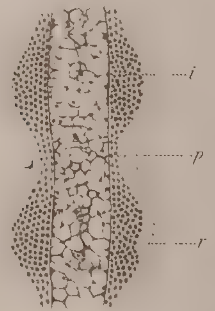


16.

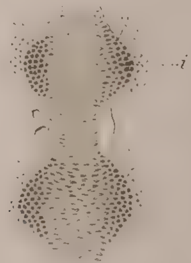


A. Goette

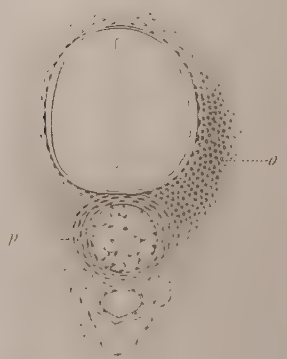
1.



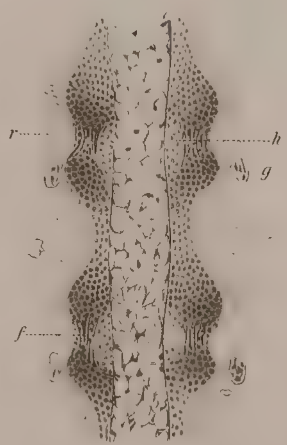
2.



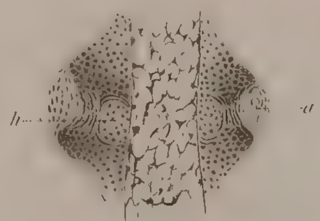
3.



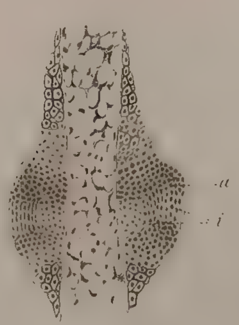
4.



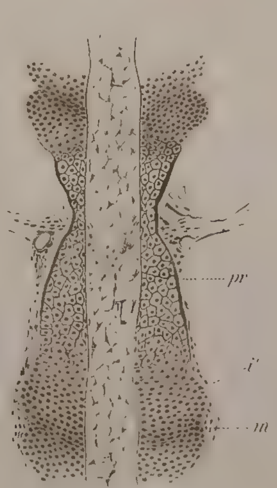
5.



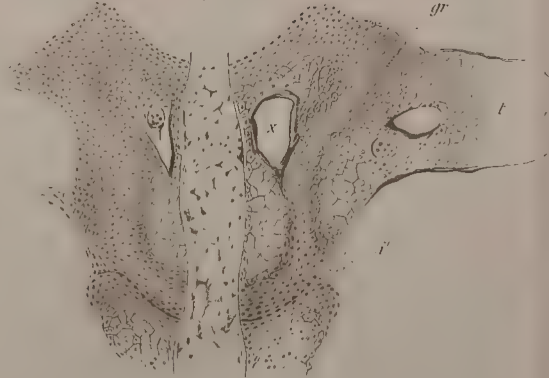
6



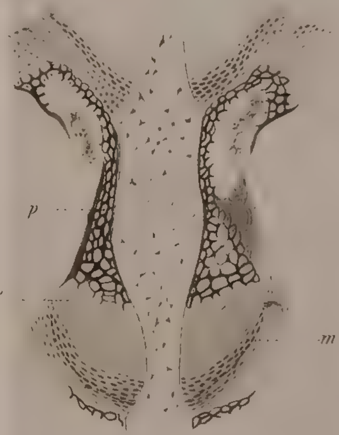
7.



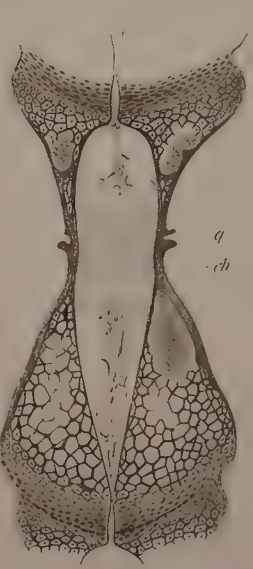
8.



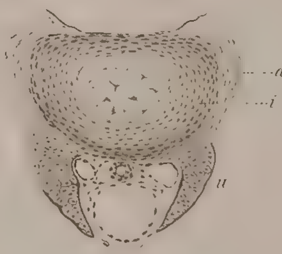
9.



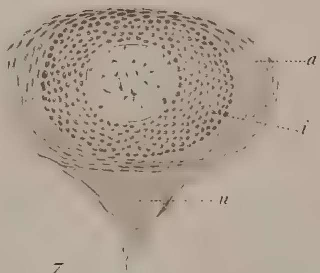
10.



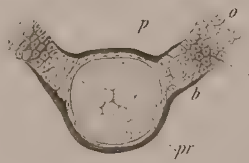
11.



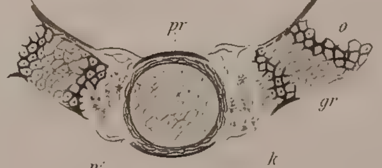
12.



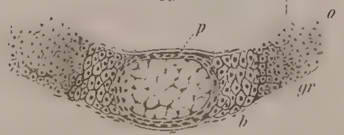
13.



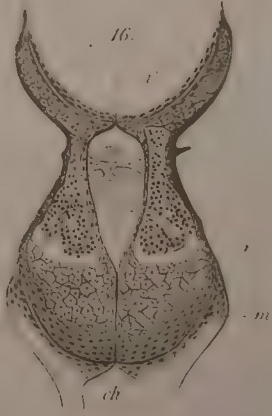
14.



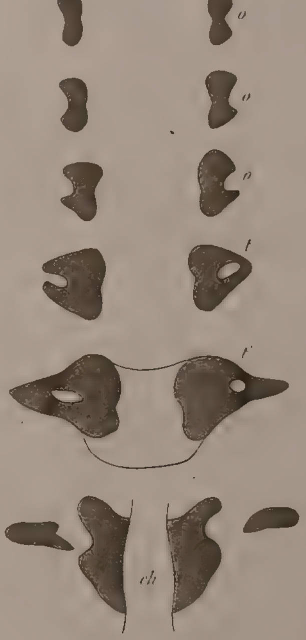
15.



16.

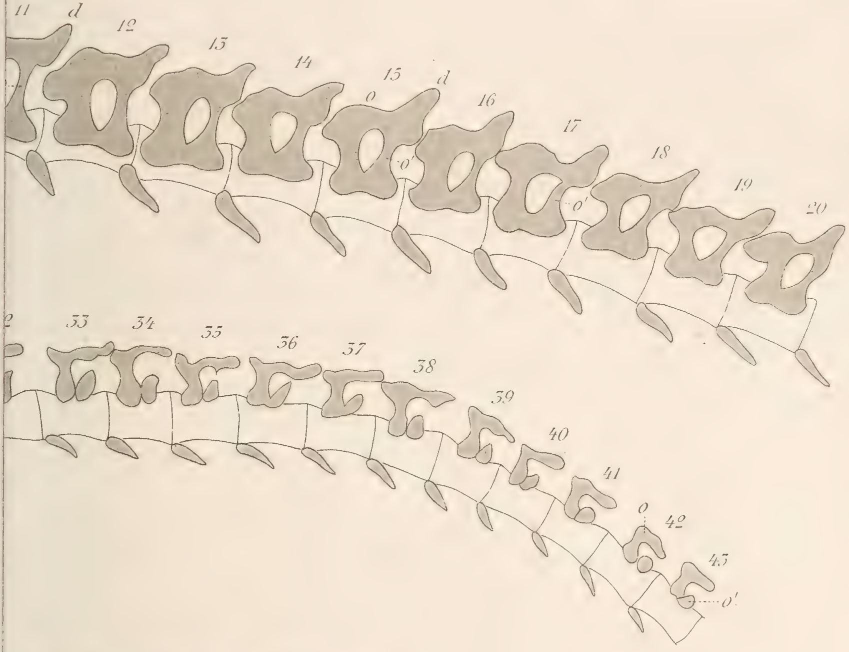


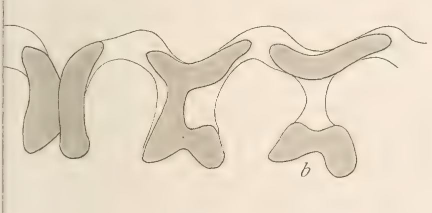
17.



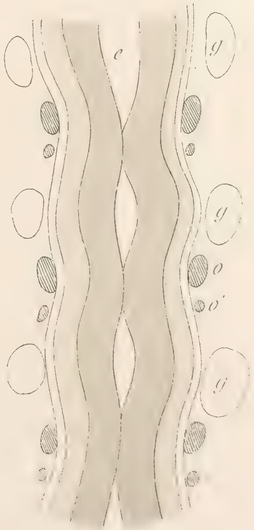
Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig

Taf. XVI.

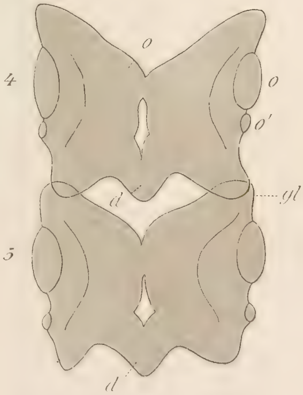

11
d
12
13
14
15
o
d
16
o'
17
o'
18
19
20
2
33
34
35
36
37
38
39
40
41
o
42
43
o'

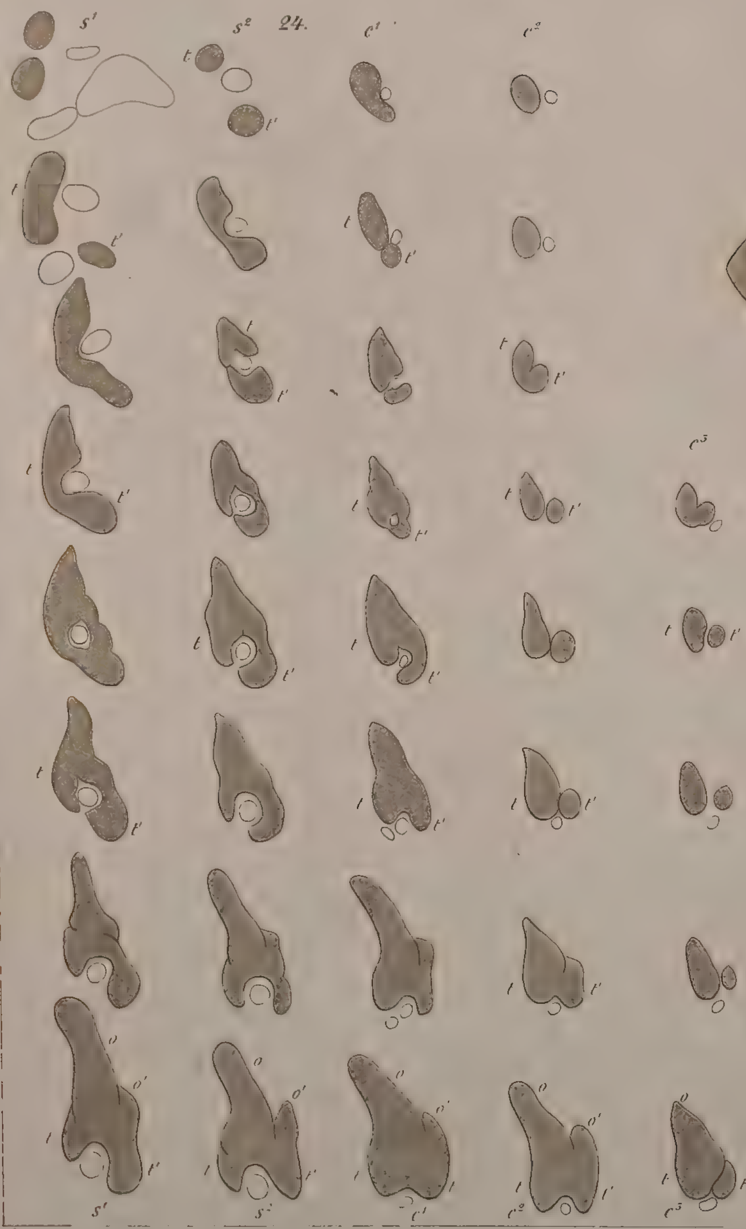

b

19.

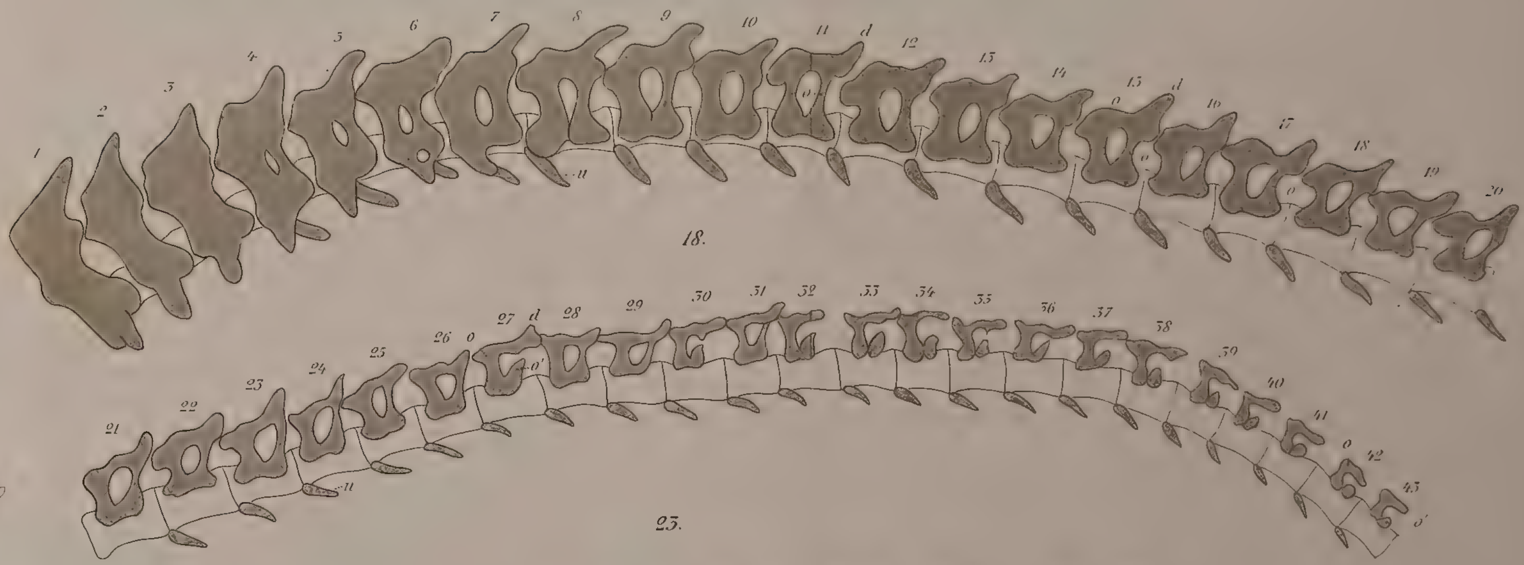

c
g
g
o
o'
g

22.

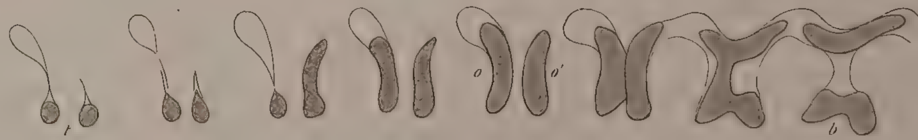

o
4
o
o'
d
gl
5
d


s¹
s²
c¹
c²
c³
t
t'
o
o'

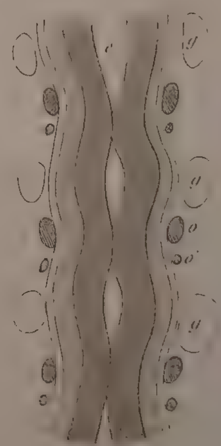
24.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
d
o
o'
u

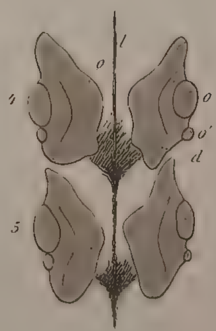
18.



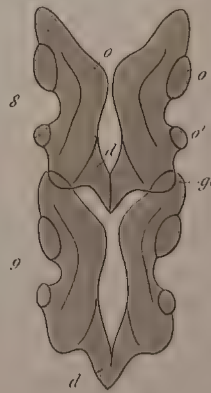
23.



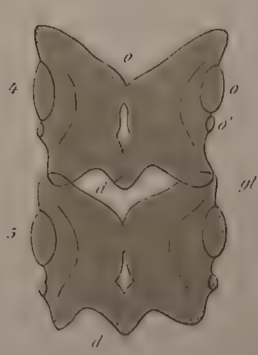
19.



20.



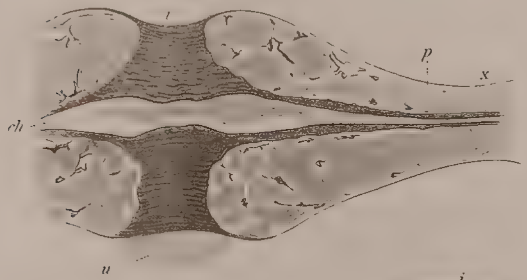
21.



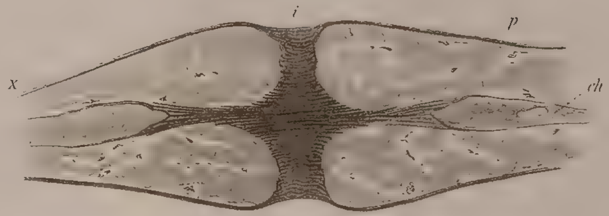
22.

a
g
r
g

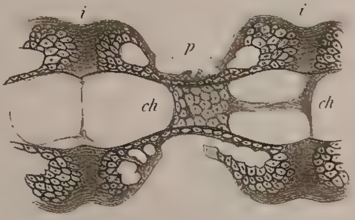
25.



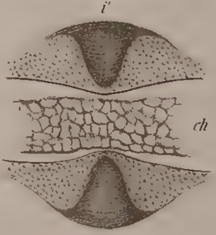
26.



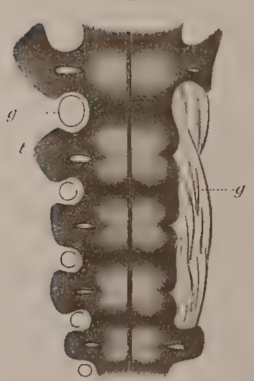
28.



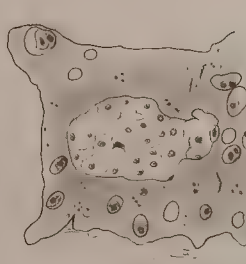
29.



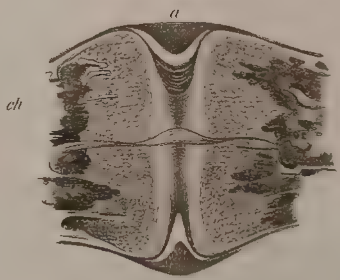
32.



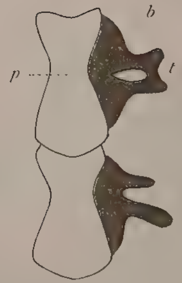
27.



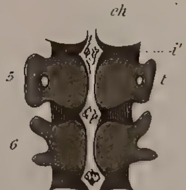
30.



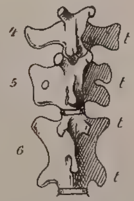
33.



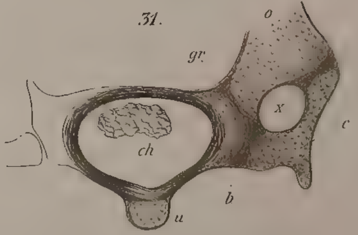
34.



35.

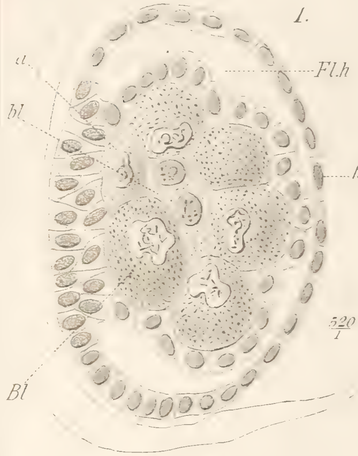


31.

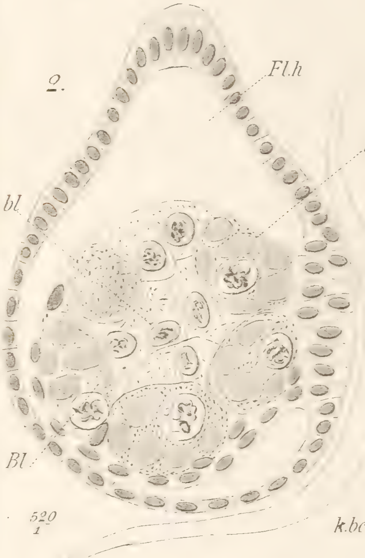


A. Go.
Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

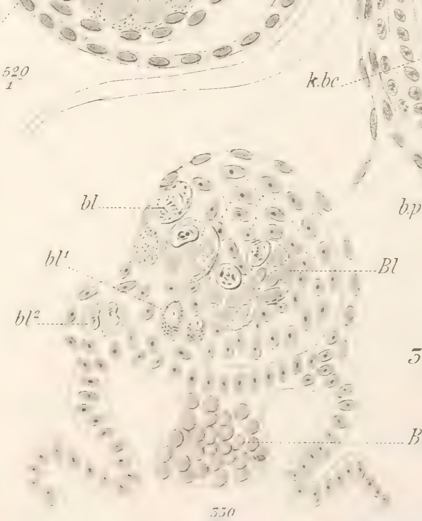
1.


a
bl
Fl.h
f.cp
520/1
Bl

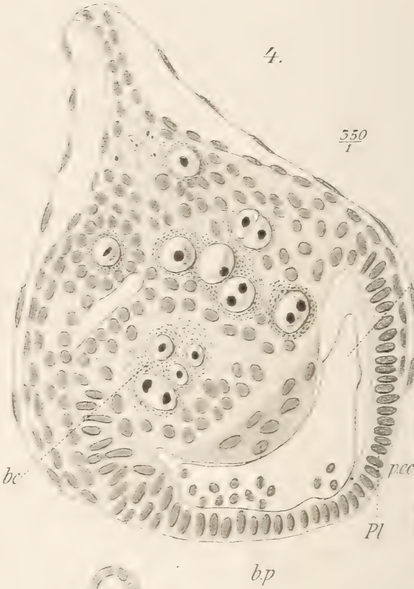
2.


Fl.h
dt
bl
Bl
520/1

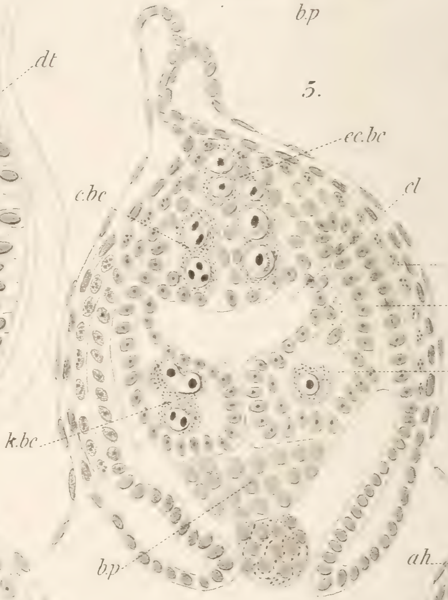
3.

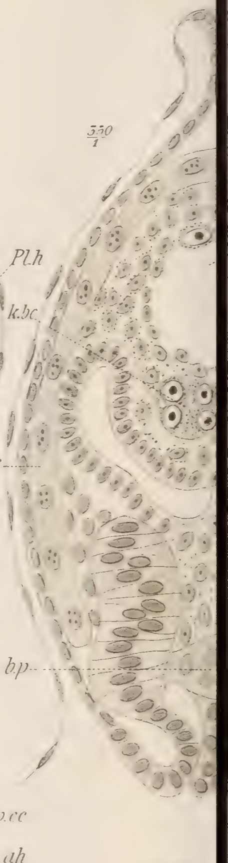

bl
bl^1
Bl
bl^2
Bl.k
350/1

4.

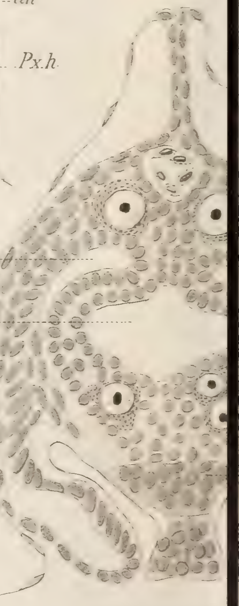

350/1
Pl.h
k.bc
bc
p.cc
Pl
b.p

5.


ec.bc
c.bc
cl
p.cc
ah
Px.h
k.bc
b.p
350/1

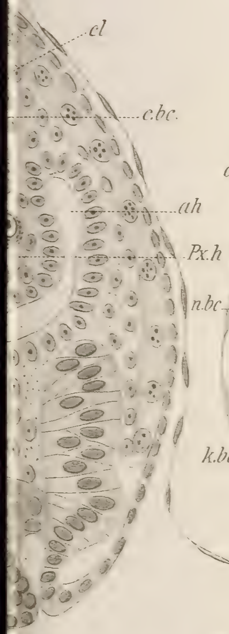


7.

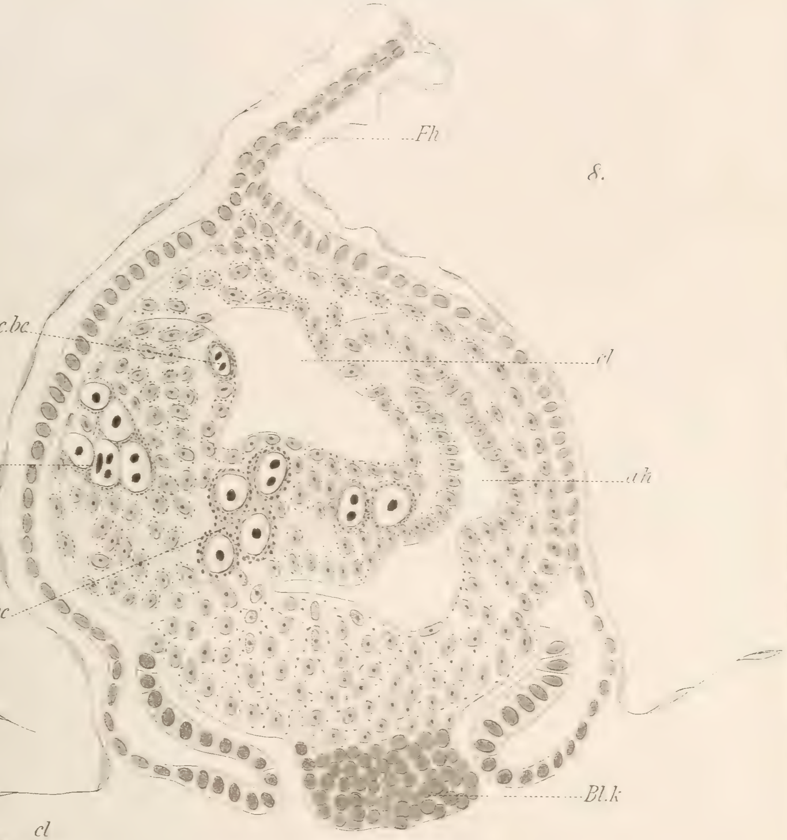


Verlag von W

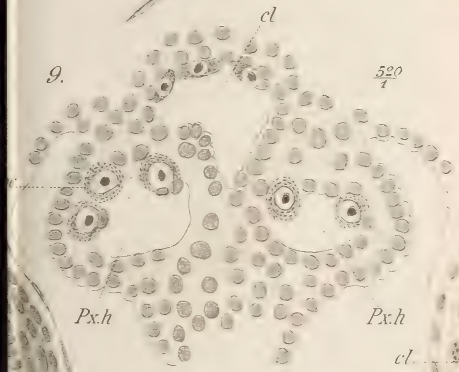
6.


cl
c.bc.
ah
Px.h

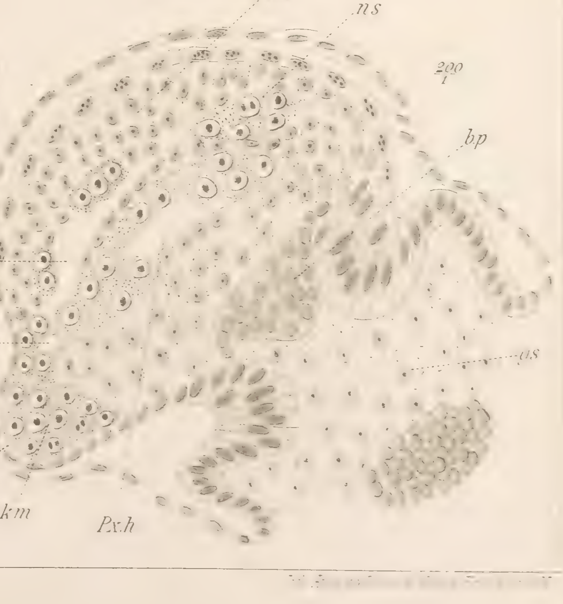
8.

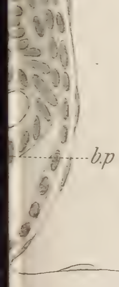

Fh
c.bc.
cl
n.bc
ah
k.bc
Bl.k

9.

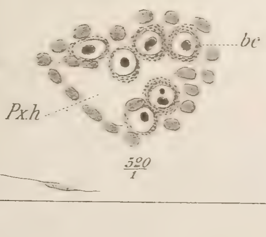

cl
520/1
c
Px.h
Px.h

11.


Km
ns
200/1
b.p
cl
h
as
Gv
km
Px.h

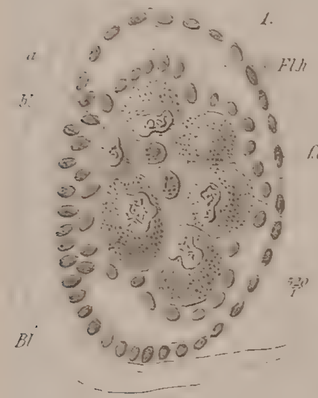


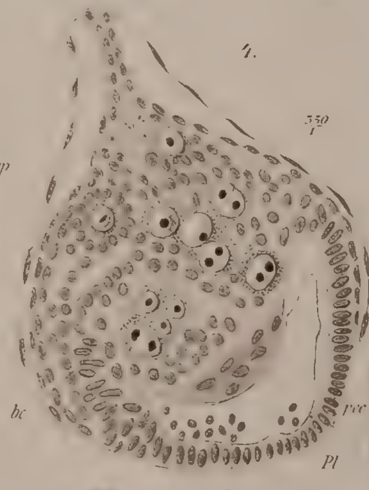
10.

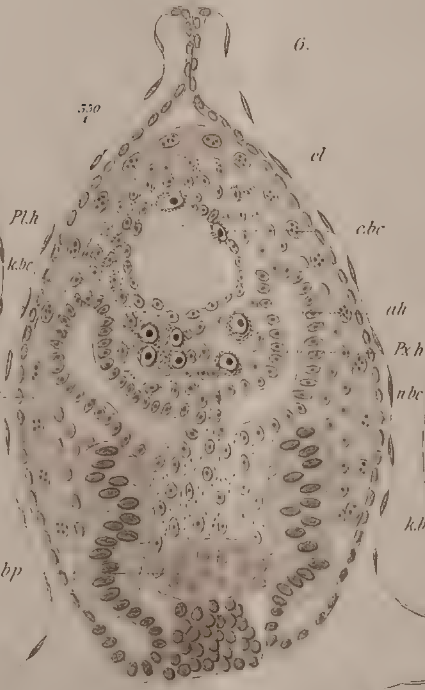


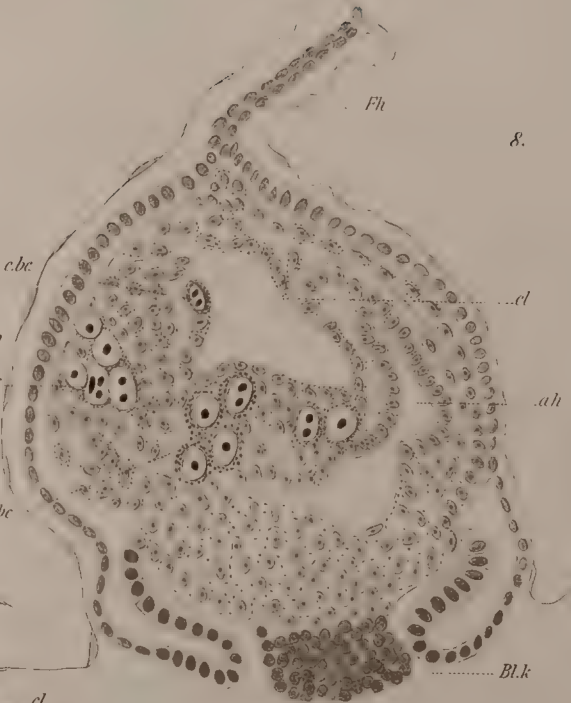
nn. Leipzig

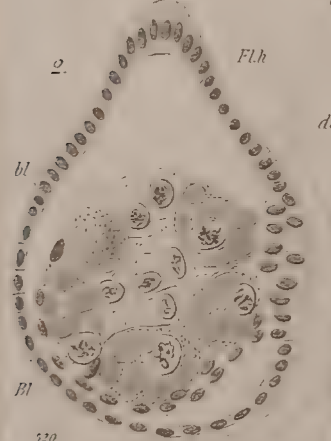
[illegible]

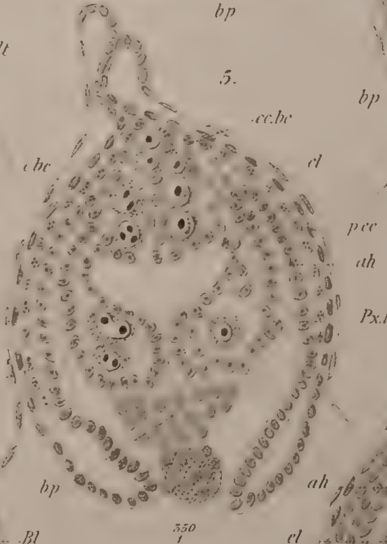

1.
a
b
Fl.h
f.cp
520/1
Bl

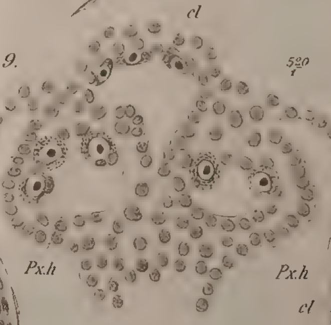

4.
350/1
Pl.h
k.bc
bc
pcc
Pl
bp

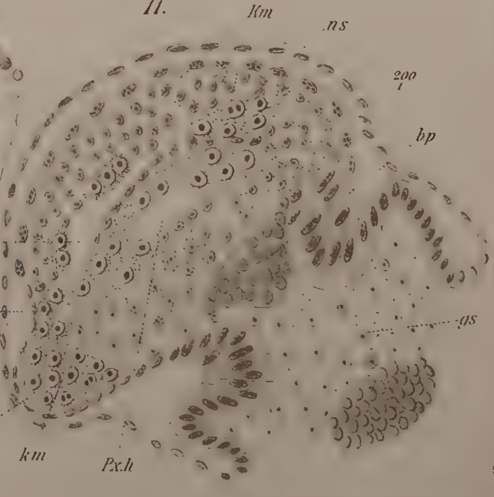

6.
350/1
cl
c.bc
ah
Px.h
n.bc
k.bc
bp

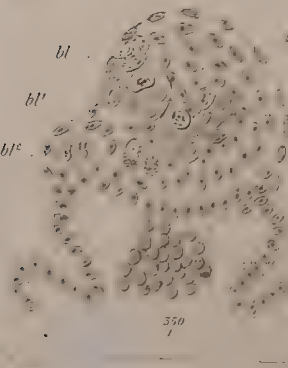

Fh
8.
c.bc
cl
ah
Bl.k

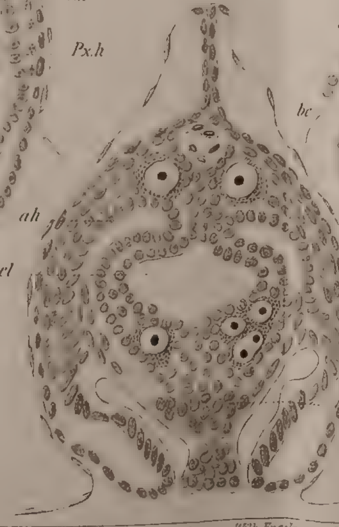

2.
Fl.h
dt
bl
Bl
520/1

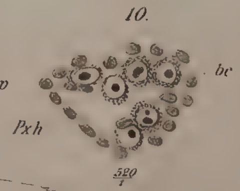

5.
cc.bc
c.bc
cl
pcc
ah
Px.h
k.bc
bp
ah
350/1


cl
9.
520/1
bc
Px.h
Px.h


11.
Km
ns
200/1
bp
cl
h
gs
G.v
km
Px.h

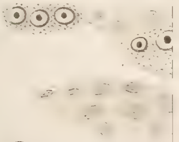

bl
bl'
bl²
Bl
3.
Bl.k
350/1




10.
bc
Px.h
520/1

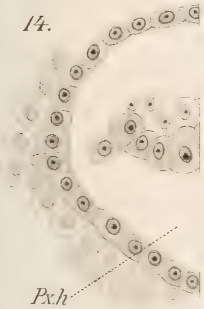
Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.

12.

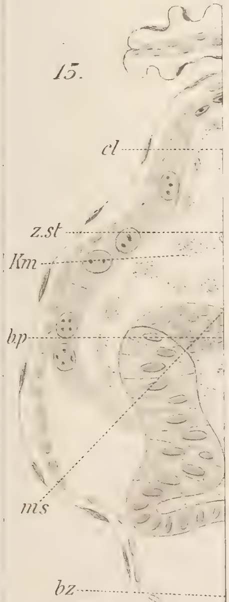


13.

14.

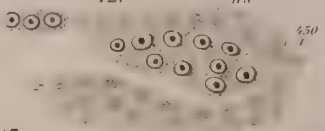


15.

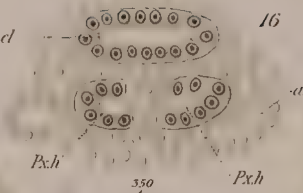

cl
z.st
Km
bp
ms
bz
350/1

Korotneff gez.

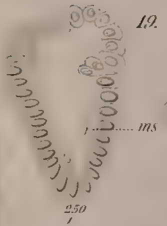
12.



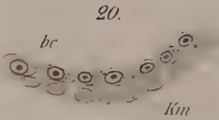
16


cl
ah
Px.h
350/1
Px.h

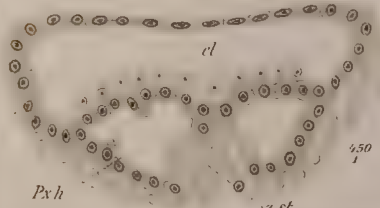
19.



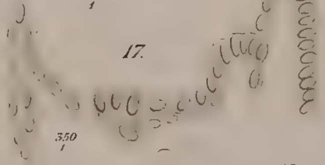
20.



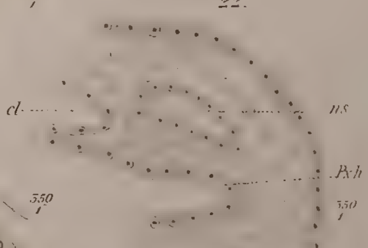
13.


cl
450/1
Px.h
z.st

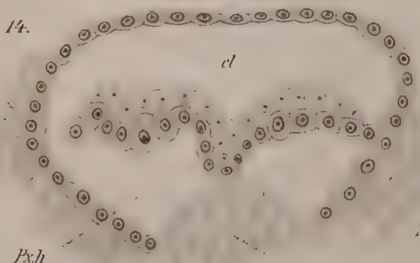
17.



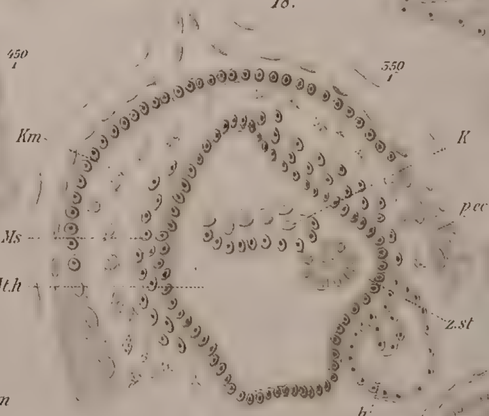
22.


cl
ns
Px.h
350/1

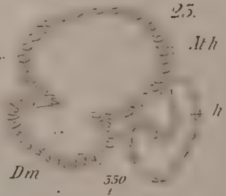
14.


450/1
cl
Px.h
z.st.

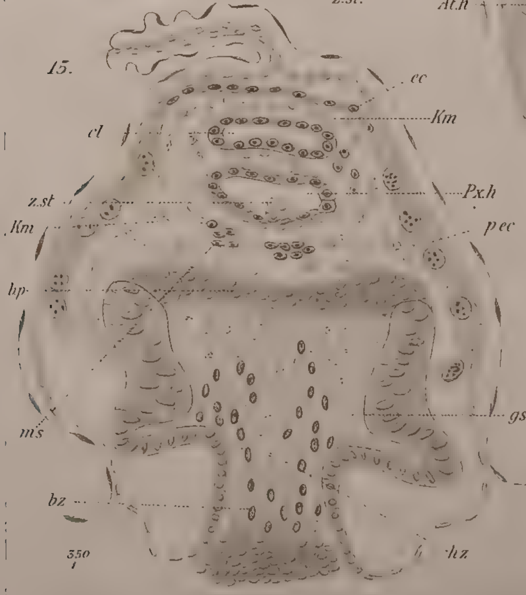
18.


350/1
Km
K
pec
Ms
At.h
z.st
h

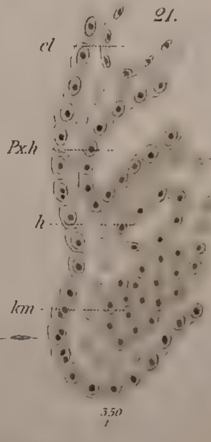
23.


At.h
h
Dm
350/1

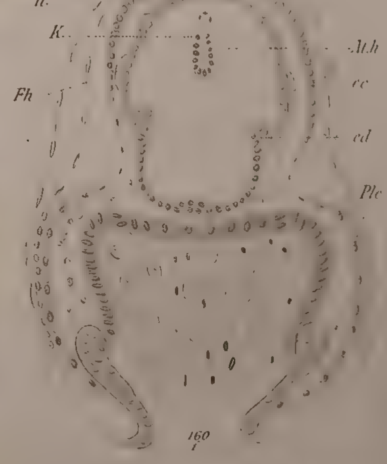
15.


ec
Km
cl
z.st
Px.h
Km
pec
bp
gs
ms
bz
hz
350/1

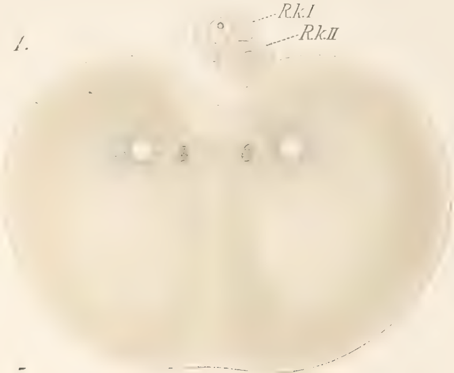
21.


cl
Px.h
h
km
350/1

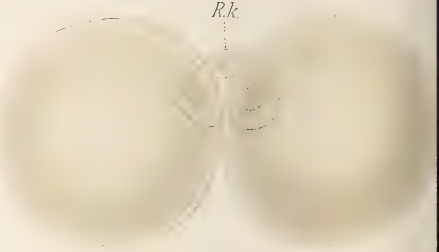
24.


K
At.h
Fh
ec
cd
Plc
160/1

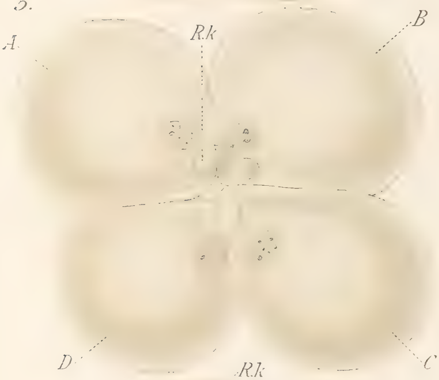
1.



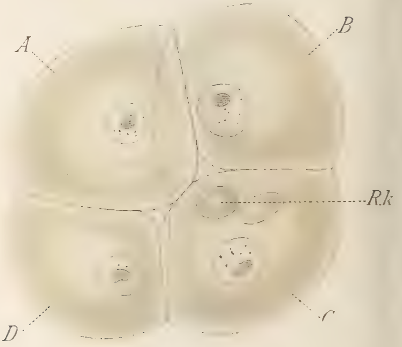
2.



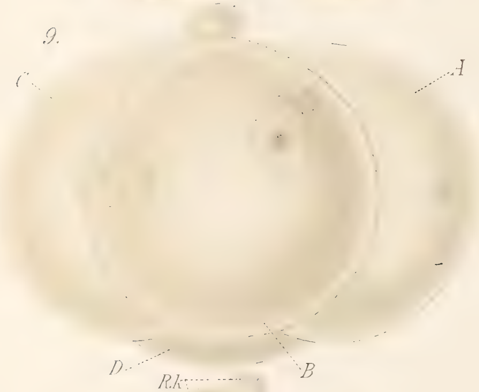
5.



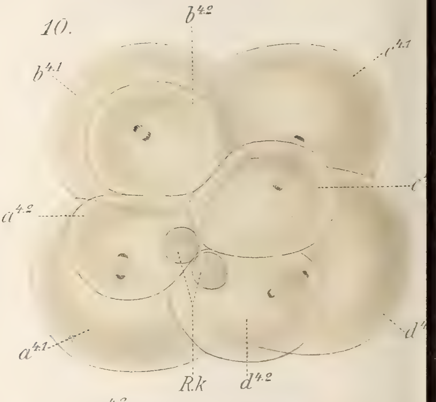
6



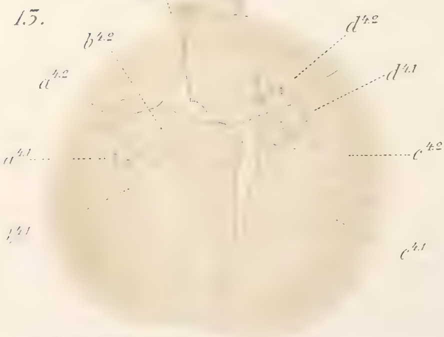
9.



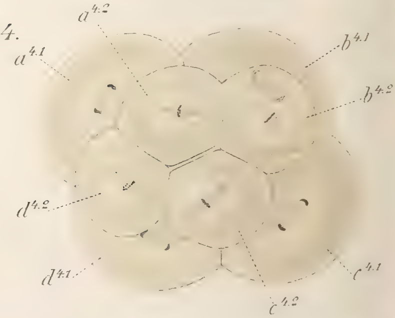
10.


$b^{4.2}$
$b^{4.1}$
$c^{4.1}$
c
$a^{4.2}$
$a^{4.1}$
d^{4}
R.k
$d^{4.2}$

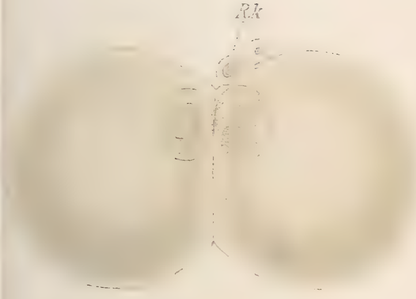
13.


R.k
$b^{4.2}$
$a^{4.2}$
$d^{4.2}$
$d^{4.1}$
$a^{4.1}$
$c^{4.2}$
$b^{4.1}$
$c^{4.1}$

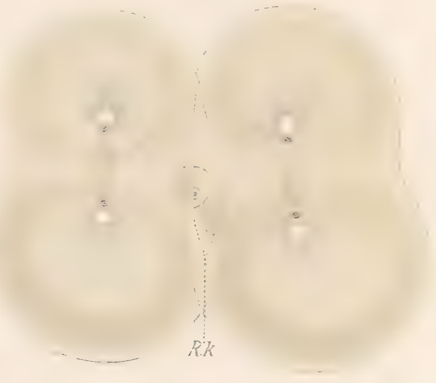
14.


$a^{4.2}$
$a^{4.1}$
$b^{4.1}$
$b^{4.2}$
$d^{4.2}$
$d^{4.1}$
$c^{4.1}$
$c^{4.2}$

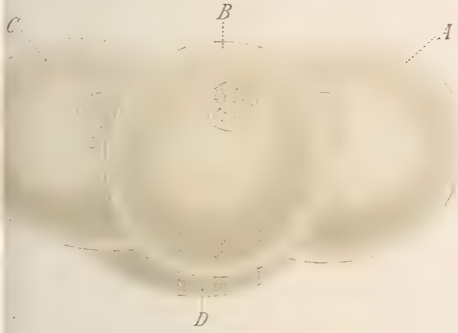
3.



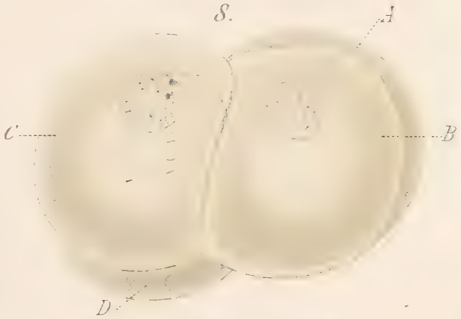
4.



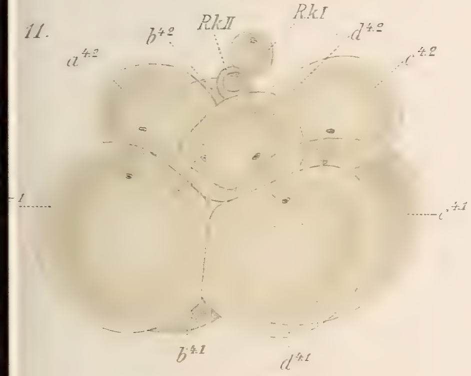
7.



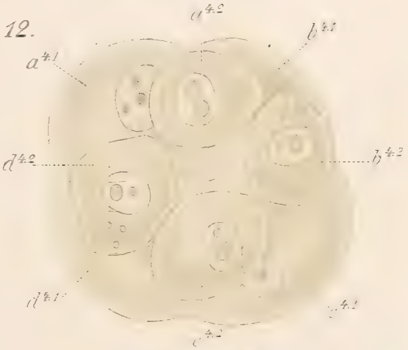
8.



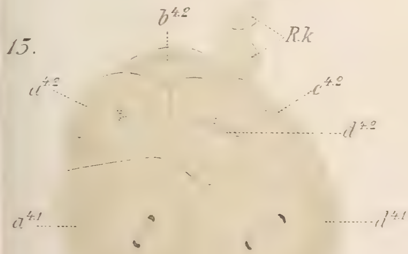
11.


$b^{4.2}$
RkII
RkI
$d^{4.2}$
$a^{4.2}$
$c^{4.2}$
$c^{4.1}$
$b^{4.1}$
$d^{4.1}$

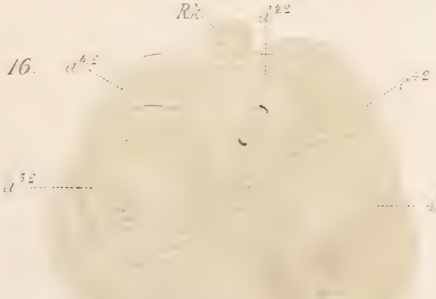
12.


$a^{4.2}$
$b^{4.1}$
$a^{4.1}$
$d^{4.2}$
$b^{4.2}$
$d^{4.1}$
$c^{4.1}$
$c^{4.2}$

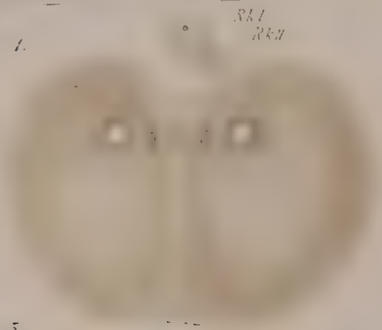
15.


$b^{4.2}$
Rk
$a^{4.2}$
$c^{4.2}$
$d^{4.2}$
$a^{4.1}$
$d^{4.1}$

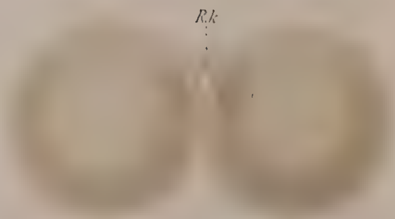
16.


Rk
$d^{4.2}$
$a^{4.2}$
$c^{4.2}$
$d^{5.2}$
$a^{5.1}$
$d^{5.1}$

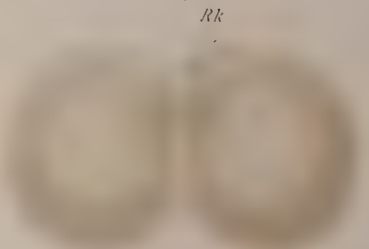
1.



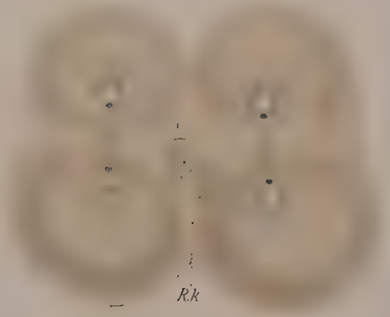
2.



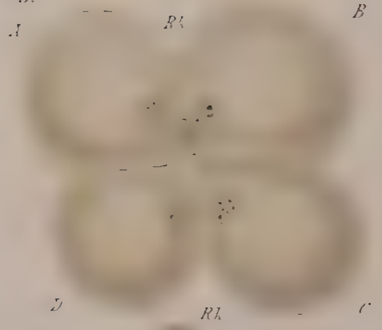
3.



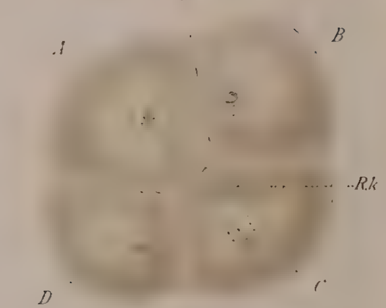
4.



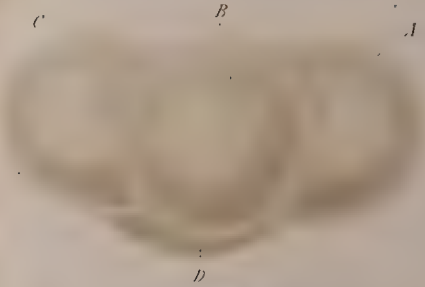
5.



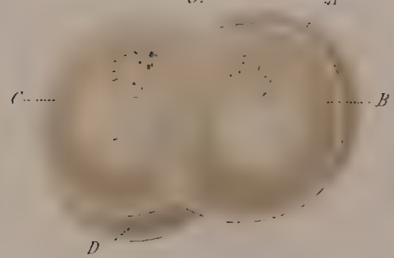
6.



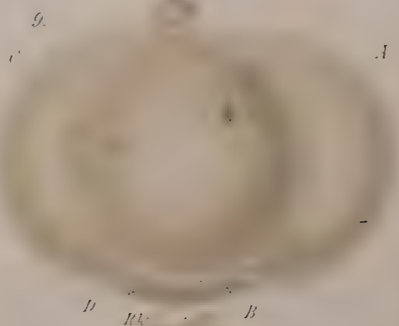
7.



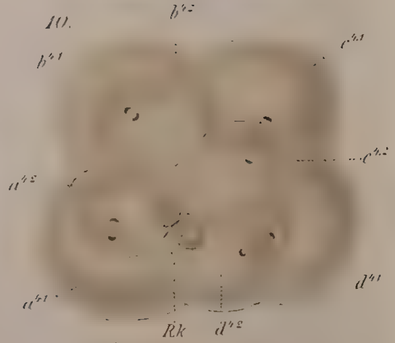
8.



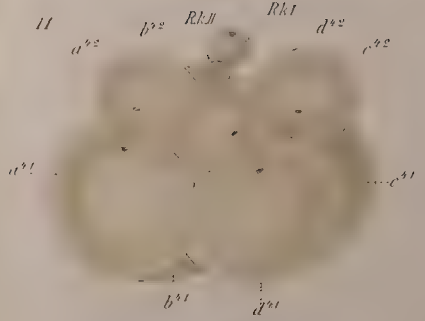
9.



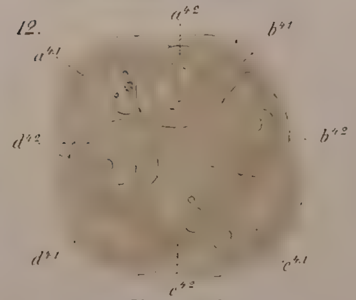
10.


$b^{4.2}$
$b^{4.1}$
$c^{4.1}$
$c^{4.2}$
$a^{4.2}$
$d^{4.1}$
$a^{4.1}$
Rk
$d^{4.2}$

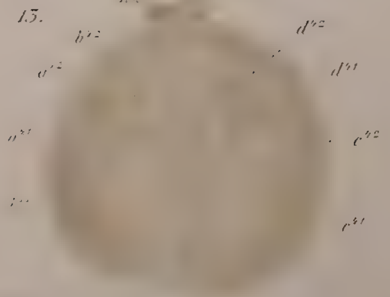
11.


$a^{4.2}$
$b^{4.2}$
Rk II
Rk I
$d^{4.2}$
$c^{4.2}$
$a^{4.1}$
$c^{4.1}$
$b^{4.1}$
$d^{4.1}$

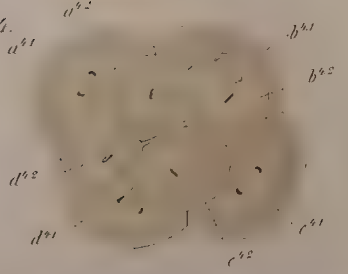
12.


$a^{4.2}$
$b^{4.1}$
$a^{4.1}$
$d^{4.2}$
$b^{4.2}$
$d^{4.1}$
$c^{4.1}$
$c^{4.2}$

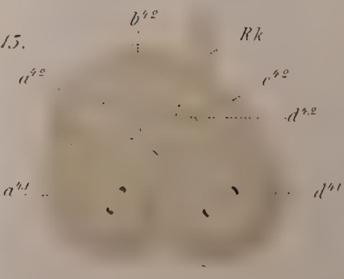
13.


$b^{4.2}$
$a^{4.2}$
$d^{4.2}$
$d^{4.1}$
$a^{4.1}$
$c^{4.2}$
$c^{4.1}$

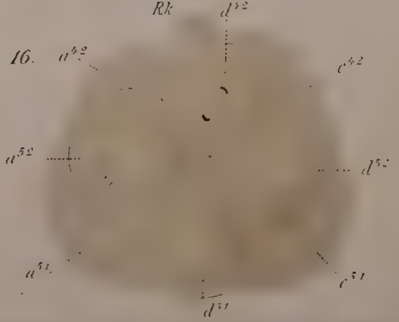
14.


$a^{4.2}$
$a^{4.1}$
$b^{4.1}$
$b^{4.2}$
$d^{4.2}$
$d^{4.1}$
$c^{4.1}$
$c^{4.2}$

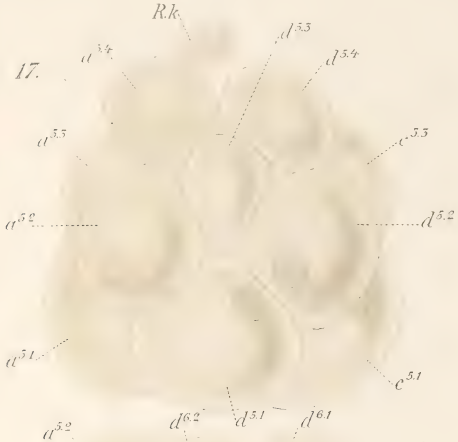
15.


$b^{4.2}$
Rk
$a^{4.2}$
$c^{4.2}$
$d^{4.2}$
$a^{4.1}$
$d^{4.1}$

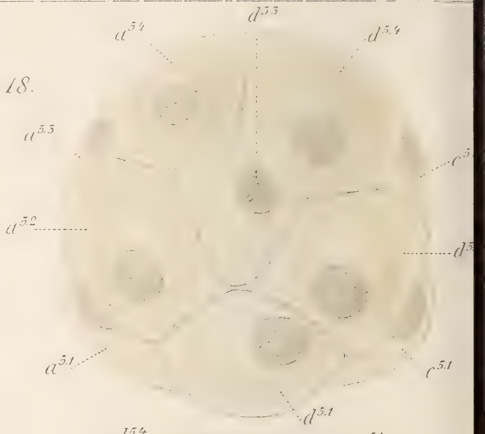
16.


Rk
$d^{4.2}$
$a^{4.2}$
$c^{4.2}$
$a^{5.2}$
$d^{5.2}$
$a^{5.1}$
$c^{5.1}$
$d^{5.1}$

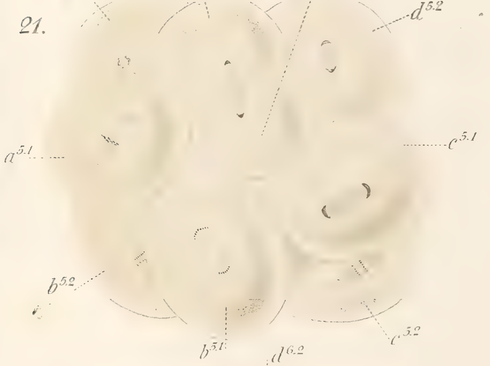
17.


R.k
$a^{5.4}$
$d^{5.3}$
$d^{5.4}$
$a^{5.3}$
$c^{5.3}$
$a^{5.2}$
$d^{5.2}$
$a^{5.1}$
$c^{5.1}$
$d^{5.1}$

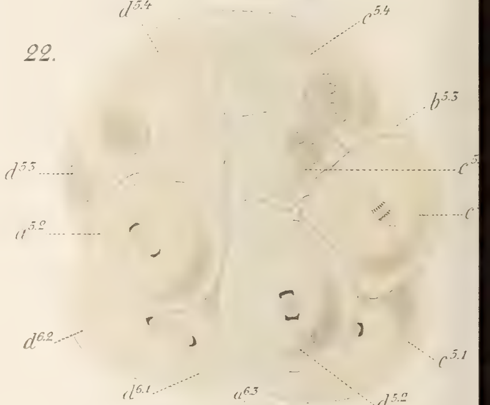
18.


$d^{5.3}$
$a^{5.4}$
$d^{5.4}$
$a^{5.3}$
$c^{5.}$
$a^{5.2}$
d^{5}
$a^{5.1}$
$c^{5.1}$
$d^{5.1}$

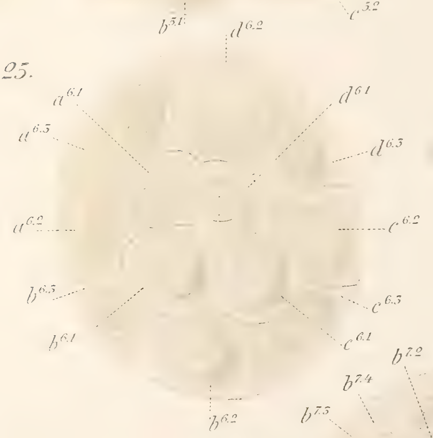
21.


$a^{5.2}$
$d^{6.2}$
$d^{6.1}$
$d^{5.2}$
$a^{5.1}$
$c^{5.1}$
$b^{5.2}$
$b^{5.1}$
$c^{5.2}$

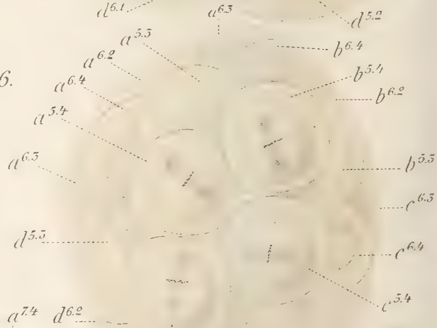
22.


$d^{5.4}$
$c^{5.4}$
$b^{5.3}$
$d^{5.3}$
$c^{5.}$
c
$a^{5.2}$
$d^{6.2}$
$c^{5.1}$
$d^{6.1}$
$d^{5.2}$

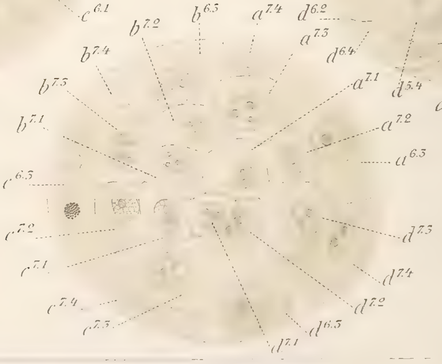
25.

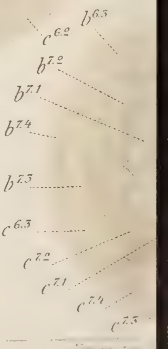

$d^{6.2}$
$a^{6.1}$
$d^{6.1}$
$a^{6.3}$
$d^{6.3}$
$a^{6.2}$
$c^{6.2}$
$b^{6.3}$
$c^{6.3}$
$b^{6.1}$
$c^{6.1}$
$b^{6.2}$

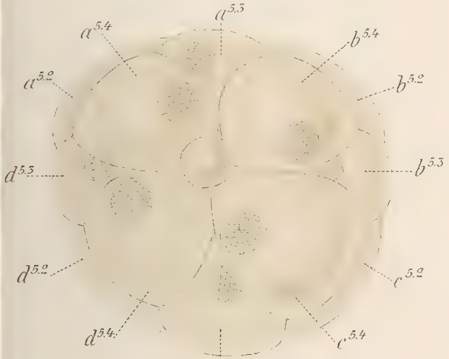
26.


$a^{6.3}$
$a^{5.3}$
$b^{6.4}$
$a^{6.2}$
$b^{5.4}$
$b^{6.2}$
$a^{6.4}$
$a^{5.4}$
$b^{5.3}$
$a^{6.3}$
$c^{6.3}$
$d^{5.3}$
$c^{6.4}$
$c^{5.4}$
$c^{6.2}$
$d^{5.4}$
$d^{6.3}$
$c^{5.3}$

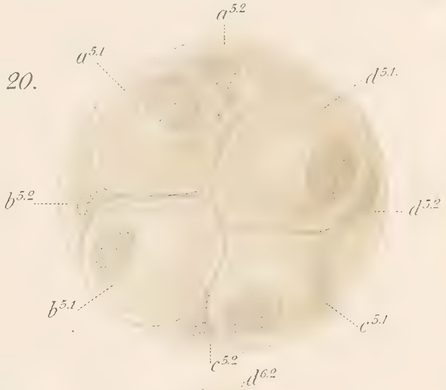
29.


$b^{7.2}$
$b^{6.3}$
$a^{7.4}$
$d^{6.2}$
$a^{7.3}$
$d^{6.4}$
$b^{7.4}$
$b^{7.3}$
$a^{7.1}$
$b^{7.1}$
$a^{7.2}$
$a^{6.3}$
$c^{6.3}$
$c^{7.2}$
$d^{7.3}$
$c^{7.1}$
$d^{7.4}$
$c^{7.4}$
$d^{7.2}$
$c^{7.3}$
$d^{6.3}$
$d^{7.1}$

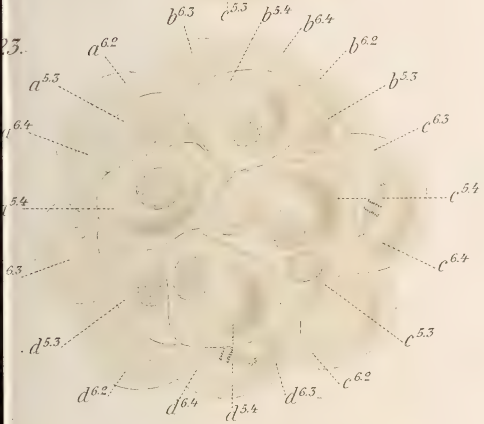

$b^{6.3}$
$b^{7.2}$
$b^{7.1}$
$b^{7.4}$
$b^{7.3}$
$c^{6.3}$
$c^{7.2}$
$c^{7.1}$
$c^{7.4}$
$c^{7.3}$


$a^{5.3}$
$a^{5.4}$
$b^{5.4}$
$a^{5.2}$
$b^{5.2}$
$d^{5.3}$
$b^{5.3}$
$d^{5.2}$
$c^{5.2}$
$d^{5.4}$
$c^{5.4}$
$c^{5.3}$

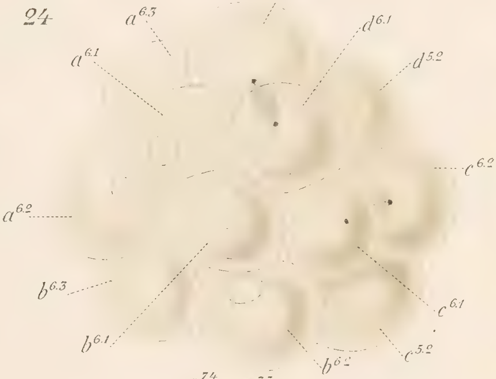
20.


$a^{5.2}$
$a^{5.1}$
$d^{5.1}$
$b^{5.2}$
$d^{5.2}$
$b^{5.1}$
$c^{5.1}$
$c^{5.2}$

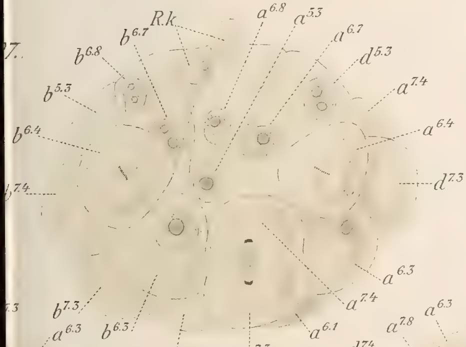
3.


$b^{6.3}$
$b^{5.4}$
$b^{6.4}$
$a^{6.2}$
$b^{6.2}$
$a^{5.3}$
$b^{5.3}$
$c^{6.3}$
$c^{5.4}$
$c^{6.4}$
$d^{5.3}$
$c^{5.3}$
$c^{6.2}$
$d^{6.2}$
$d^{6.4}$
$d^{5.4}$
$d^{6.3}$

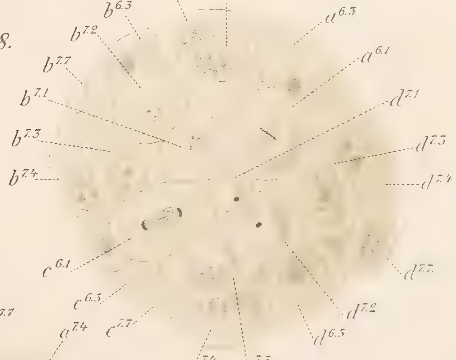
24

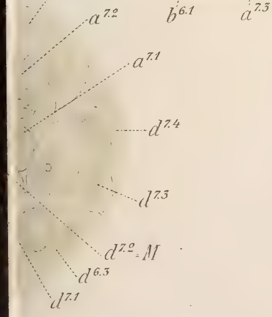

$d^{6.2}$
$a^{6.3}$
$d^{6.1}$
$a^{6.1}$
$d^{5.2}$
$c^{6.2}$
$a^{6.2}$
$b^{6.3}$
$c^{6.1}$
$b^{6.1}$
$b^{6.2}$
$c^{5.2}$

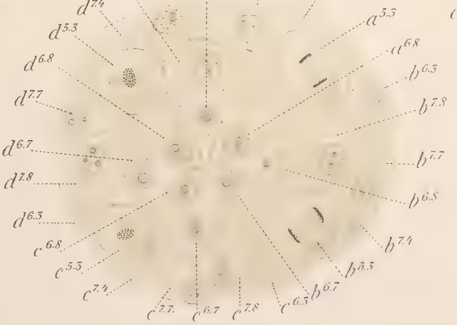
7.


R.k
$a^{6.8}$
$a^{5.3}$
$a^{6.7}$
$b^{6.7}$
$b^{6.8}$
$d^{5.3}$
$b^{5.3}$
$a^{7.4}$
$a^{6.4}$
$b^{6.4}$
$d^{7.3}$
$a^{6.3}$
$a^{7.4}$
$b^{7.3}$
$b^{6.3}$
$a^{6.1}$
$b^{6.1}$
$a^{7.3}$

28.


$a^{7.4}$
$a^{7.5}$
$b^{6.3}$
$a^{6.3}$
$b^{7.2}$
$a^{6.1}$
$b^{7.7}$
$b^{7.1}$
$d^{7.1}$
$b^{7.3}$
$d^{7.5}$
$b^{7.4}$
$d^{7.4}$
$c^{6.1}$
$d^{7.7}$
$c^{6.5}$
$d^{7.2}$
$c^{7.7}$
$d^{6.5}$
$c^{7.4}$
$c^{7.5}$

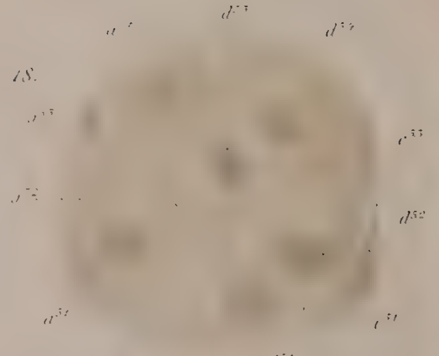

$a^{6.3}$
$a^{7.2}$
$a^{7.1}$
$d^{7.4}$
$d^{7.3}$
$d^{7.2}$ = M
$d^{6.3}$
$d^{7.1}$


$a^{7.8}$
$a^{6.3}$
$a^{6.7}$
$a^{7.7}$
$a^{7.4}$
$d^{7.4}$
$a^{5.3}$
$d^{5.3}$
$a^{6.8}$
$d^{6.8}$
$b^{6.5}$
$b^{7.8}$
$d^{7.7}$
$d^{6.7}$
$b^{7.7}$
$d^{7.8}$
$b^{6.8}$
$d^{6.3}$
$b^{7.4}$
$c^{6.8}$
$c^{5.3}$
$b^{5.5}$
$c^{7.4}$
$b^{6.7}$
$c^{7.7}$
$c^{6.7}$
$c^{7.8}$
$c^{6.5}$

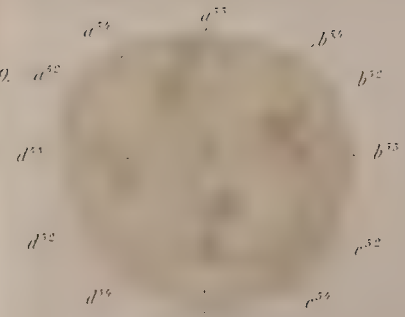
31.

17.

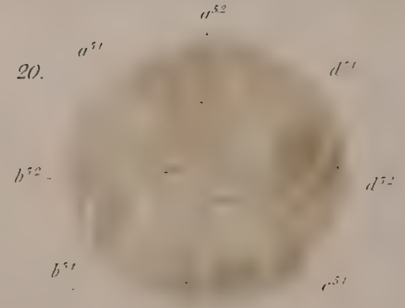
18.



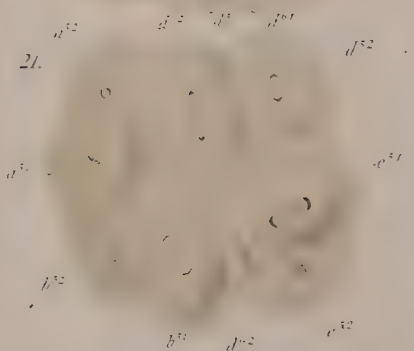
19.



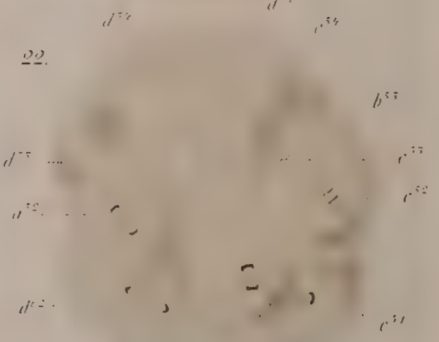
20.



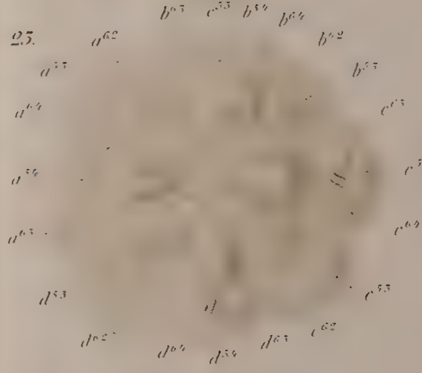
21.



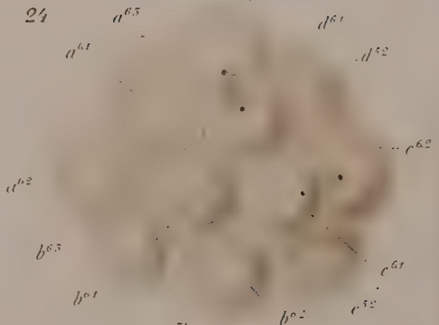
22.



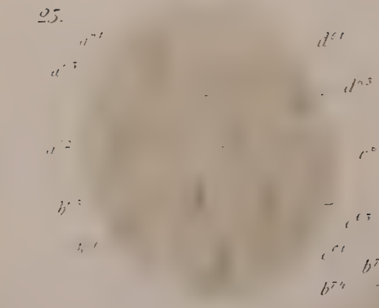
23.



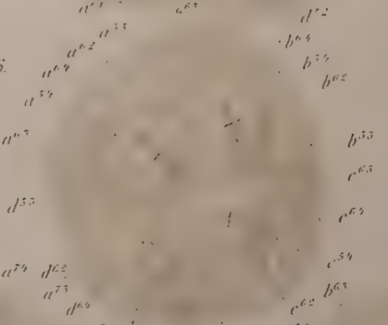
24



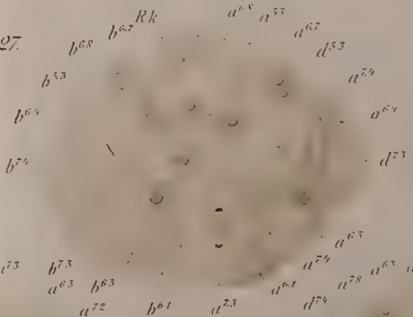
25.



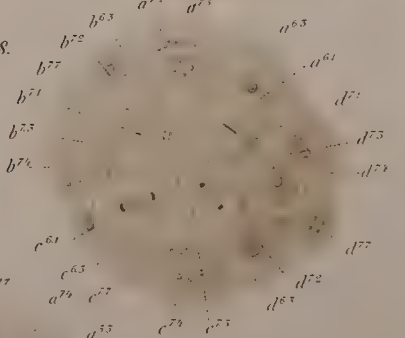
26.



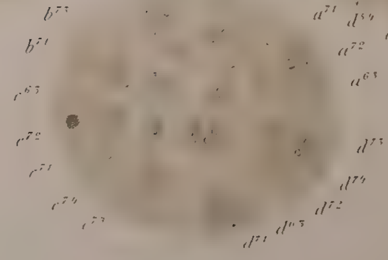
27.



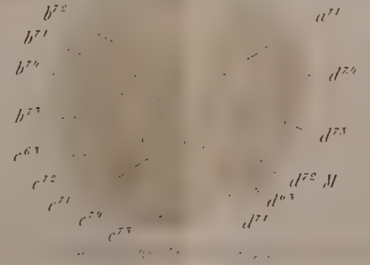
28.



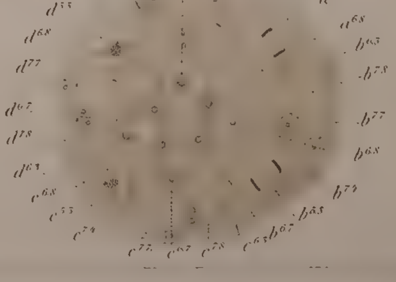
29.



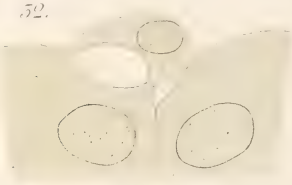
30.



31.

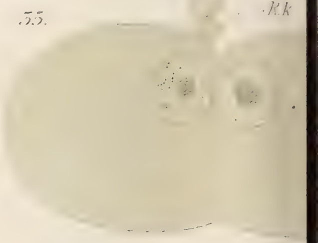


32.



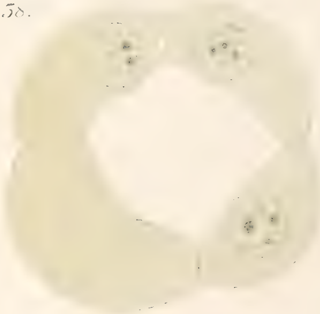
34.

35.

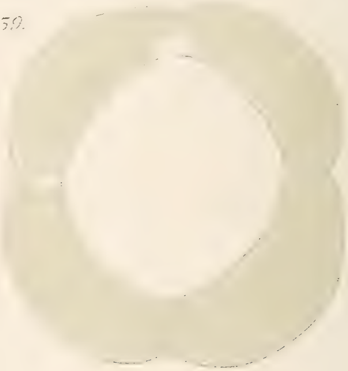


33.

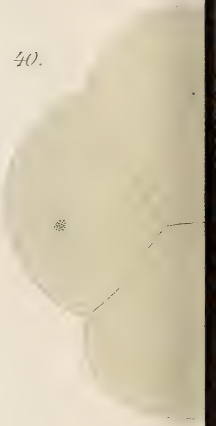
38.



39.

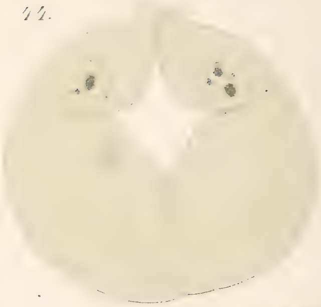


40.

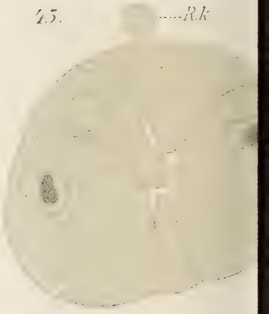


43.

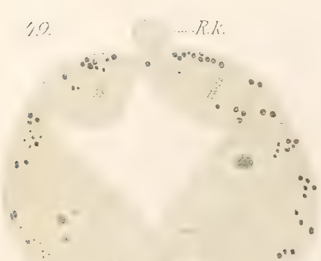
44.



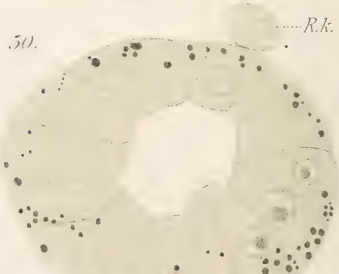
45.



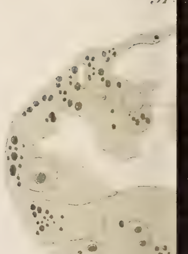
49.



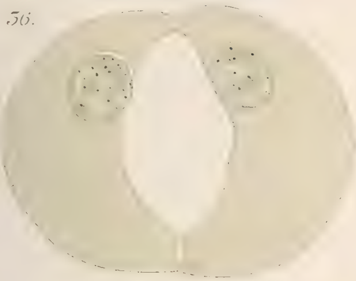
50.



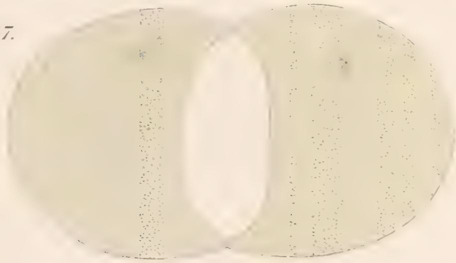
51.



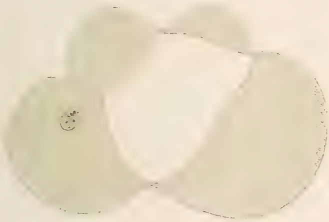
36.



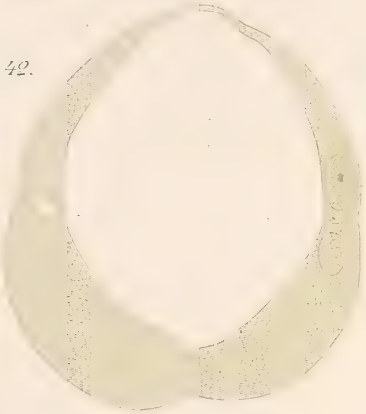
37.



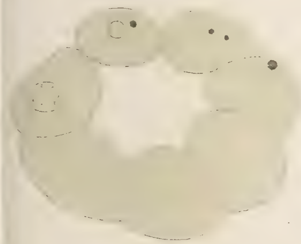
41.



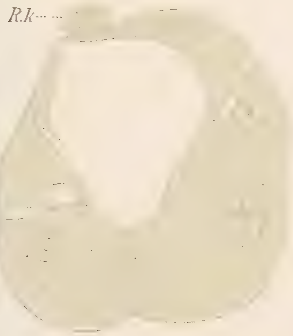
42.



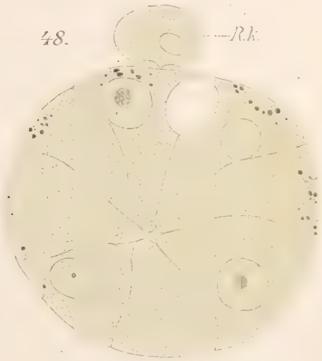
46.



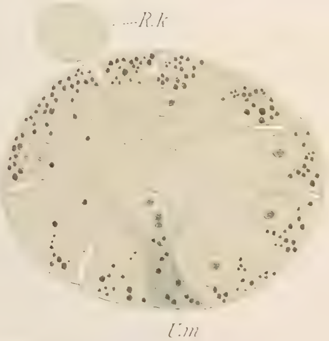
47.



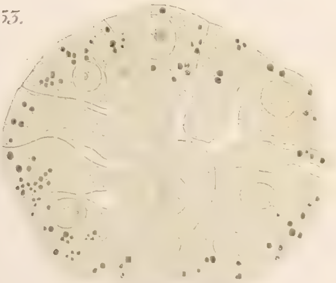
48.



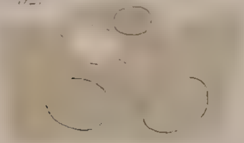
52.



53.

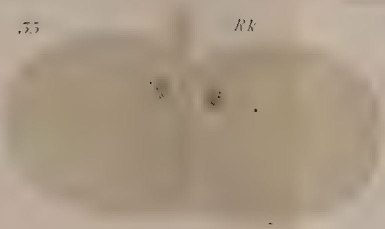


32.

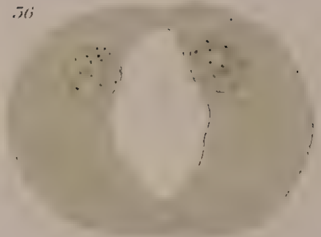


34.

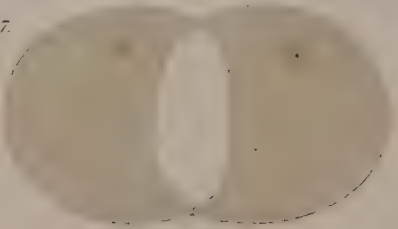
35.



36.

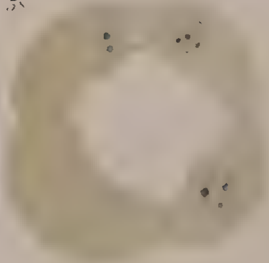


37.

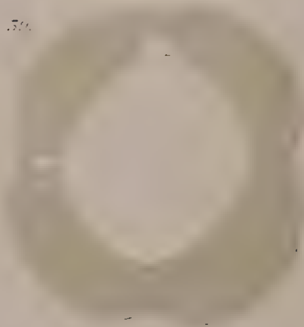


33.

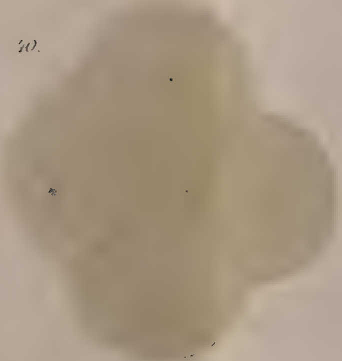
38.



39.

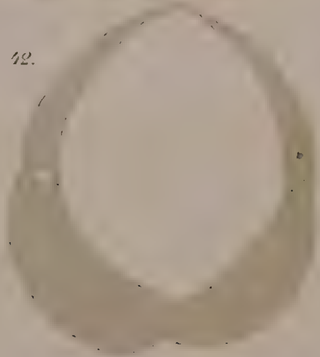


40.

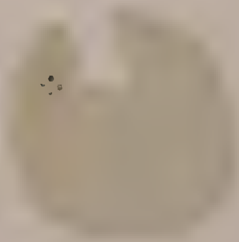


41.

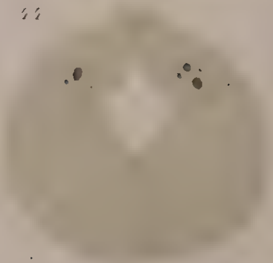
42.



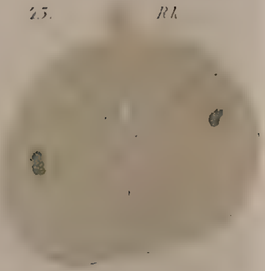
43.



44.

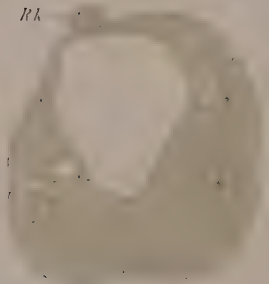


45.

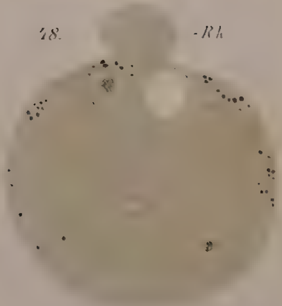


46.

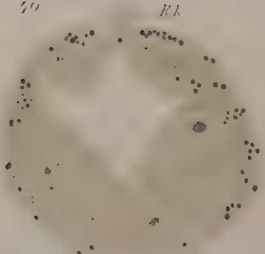
47.



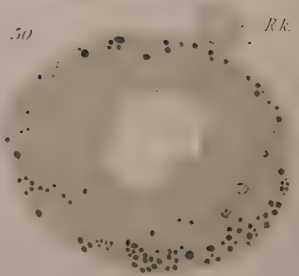
48.



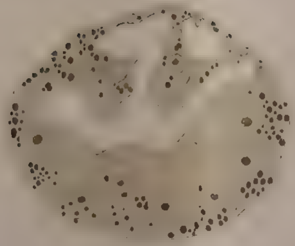
49.



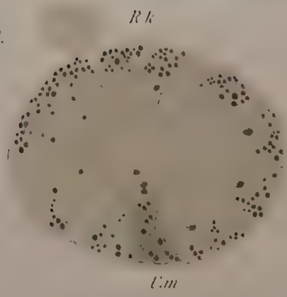
50.



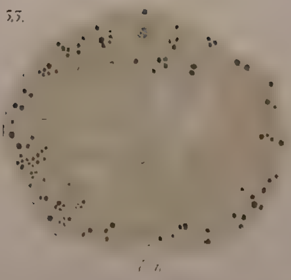
51.



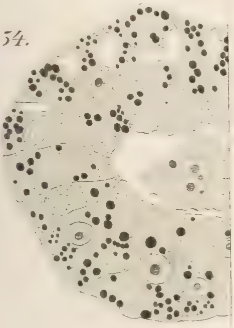
52.



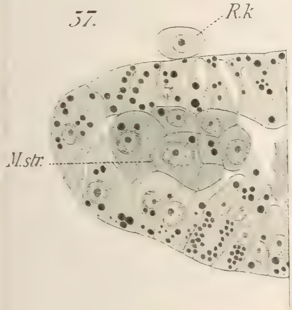
53.



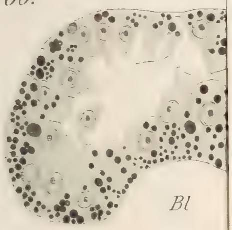
54.



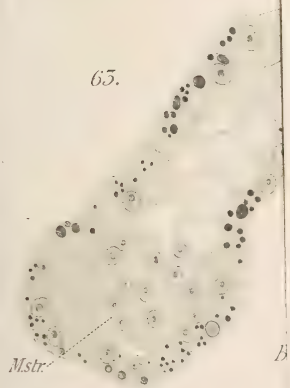
57.



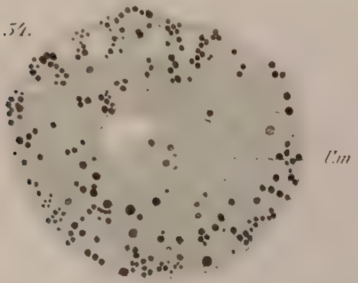
60.



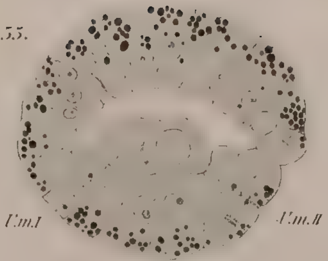
63.



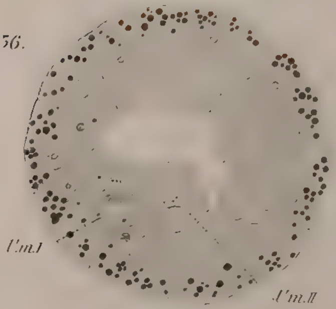
54.



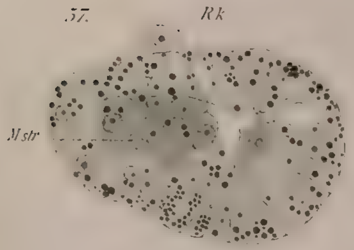
55.



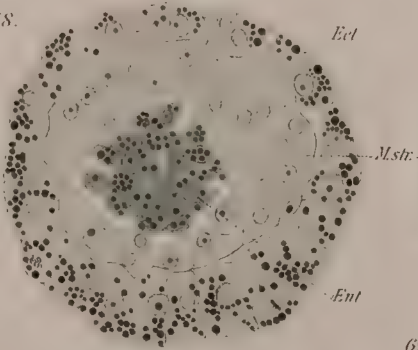
56.



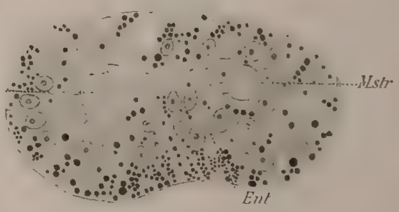
57.



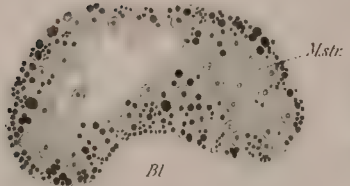
58.


Ect
M.str.
Ent

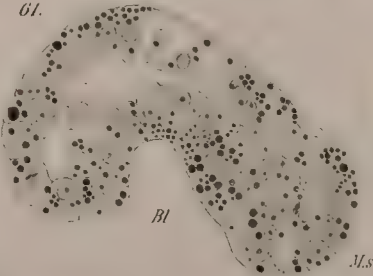
59.



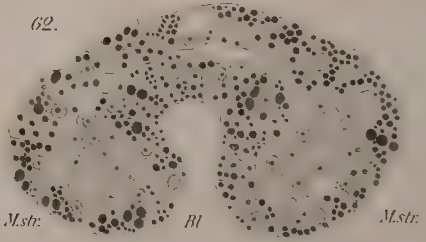
60.



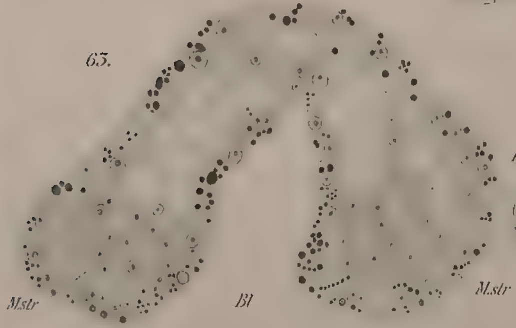
61.



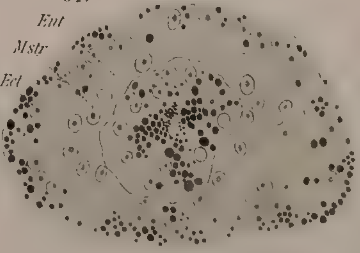
62.


M.str.
Bl
M.str.

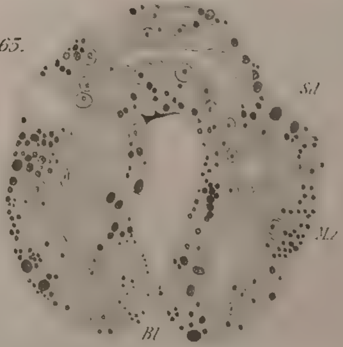
63.


Mstr
Bl
Mstr

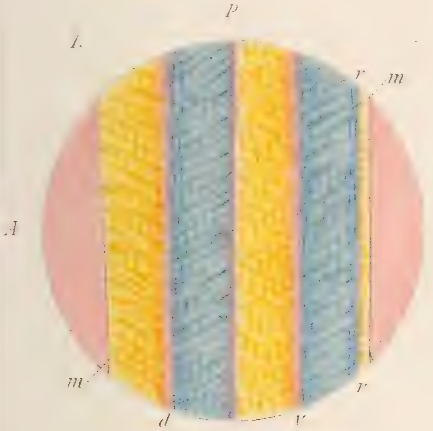
64.


Ent
Mstr
Ect

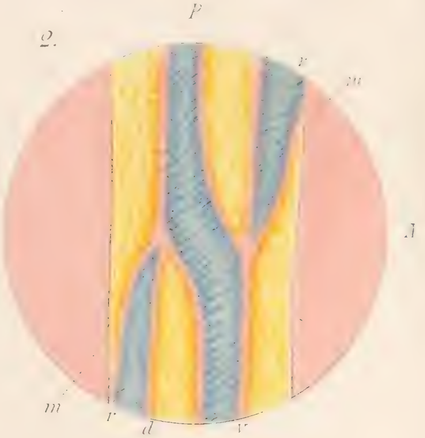
65.



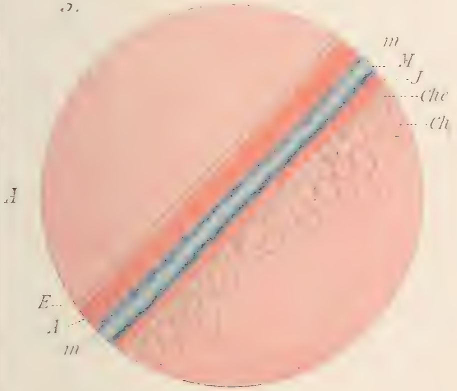
1.


P
r
m
A
m
r
d
v

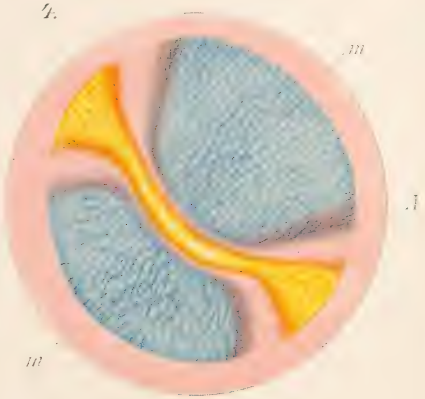
2.


P
r
m
A
m
r
d
v

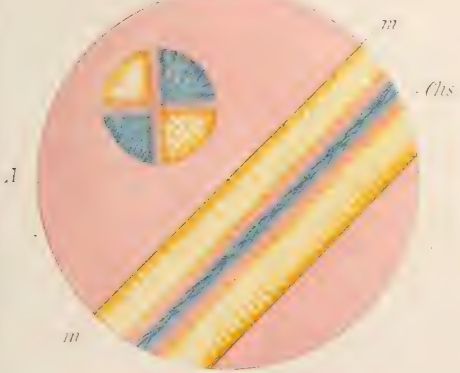
3.


m
M
J
Chc
Ch
A
E
A
m

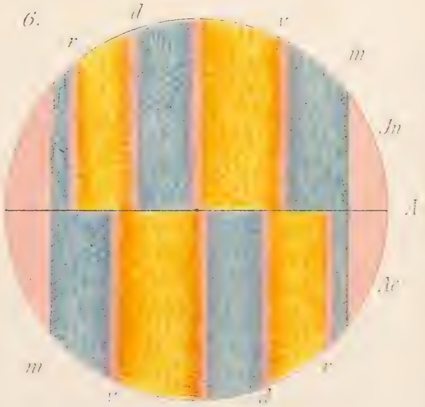
4.


m
A
m

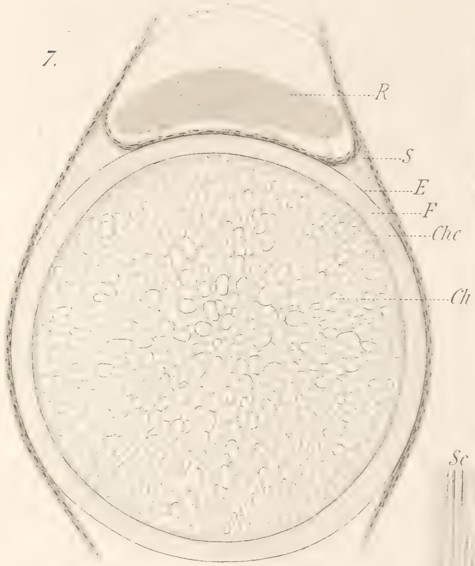
5.


m
Chs
A
m
P

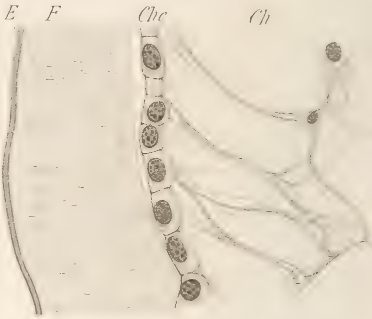
6.

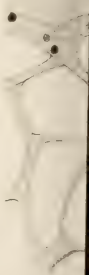

d
v
r
m
Jn
A
Ac
m
v
d
r
P

7.



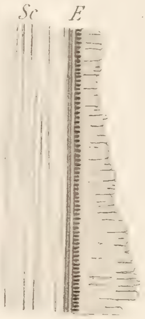
8.



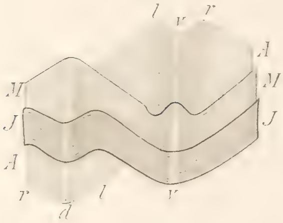


13.

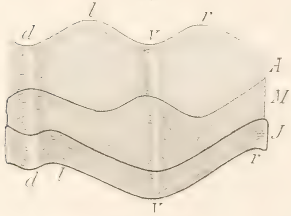
14.



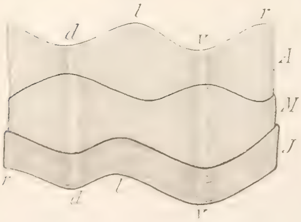
15.


l
v
r
A
M
M
J
J
A
r
d
l
v

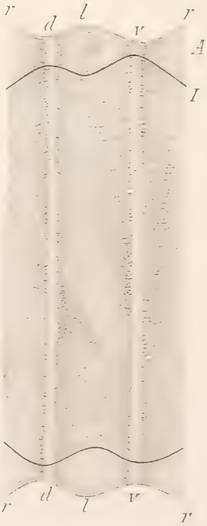
16.


d
l
v
r
A
M
J
r
d
l
v

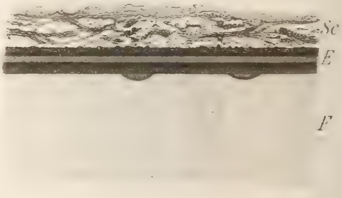
17.


d
l
v
r
A
M
J
r
d
l
v

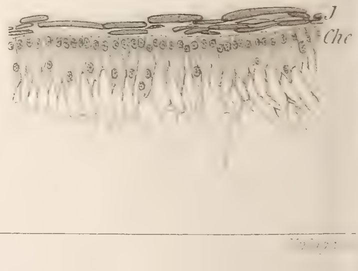
18.


r
d
l
v
r
A
I
r
d
l
v
r

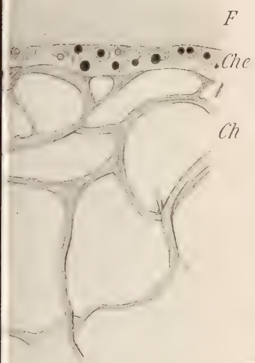
19.



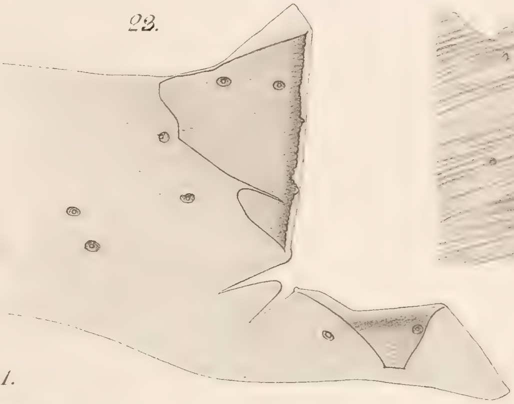
21.



9.



23.

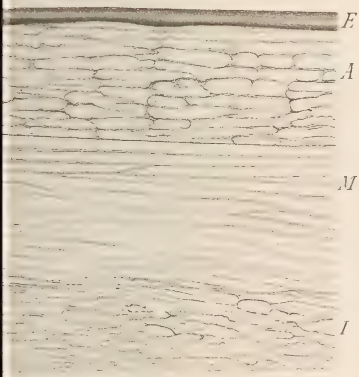


10.

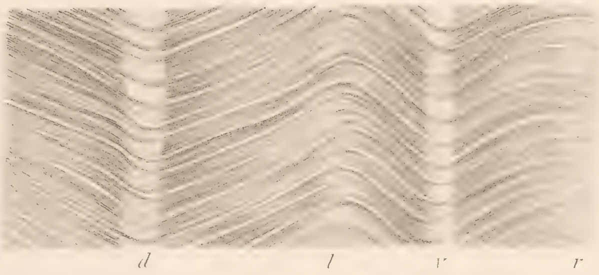
11.

12.

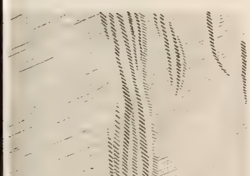
20.



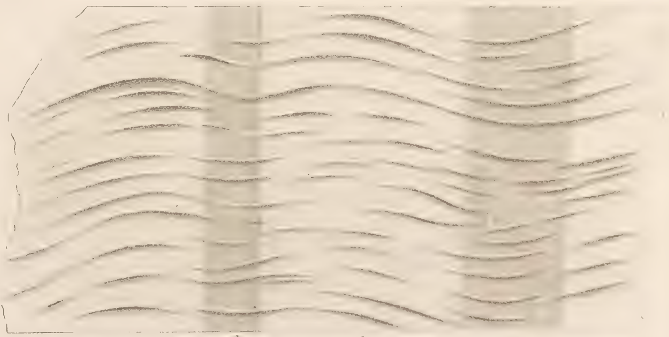
25



22.

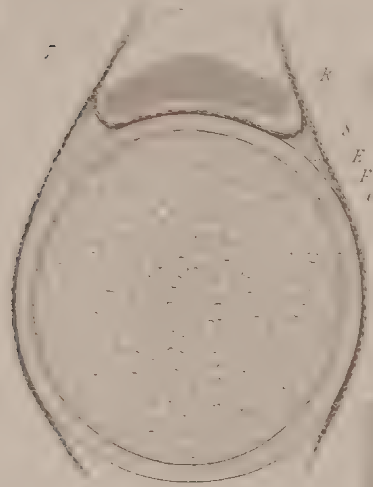


24.

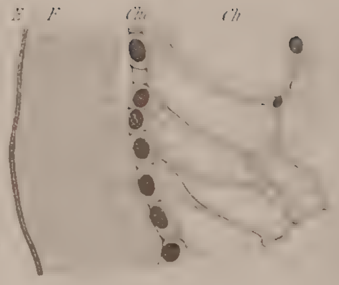


ann. Leipzig

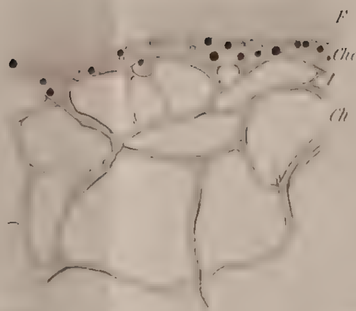
7.



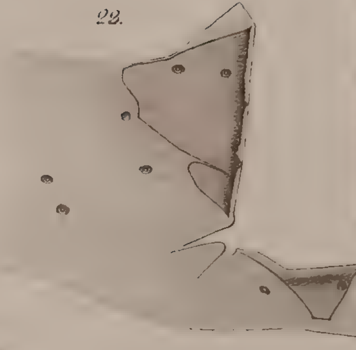
8.



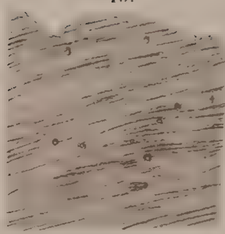
9.



22.



10.

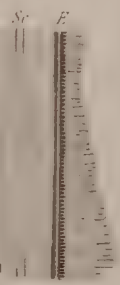


11.

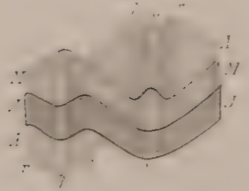
12.

13.

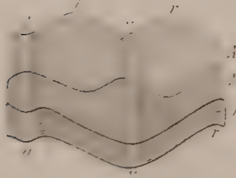
14



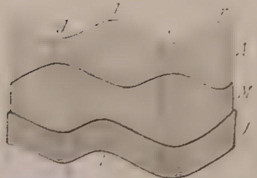
15.



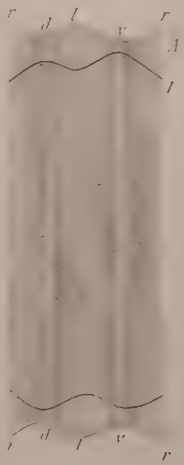
16.



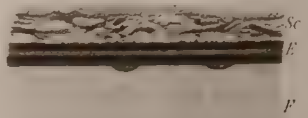
17.



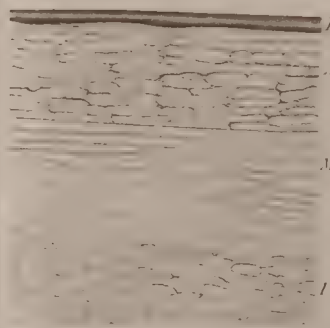
18.


r
d
l
v
r
A
I
r
d
l
v
r

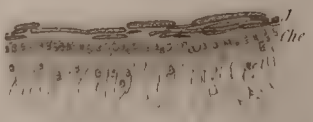
19.



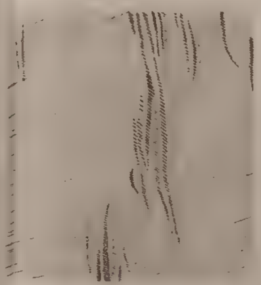
20.



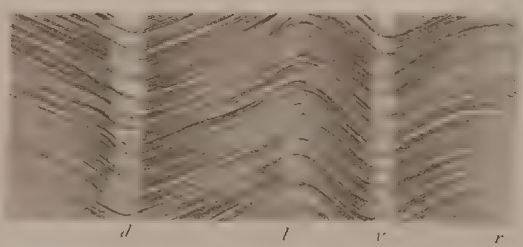
21.



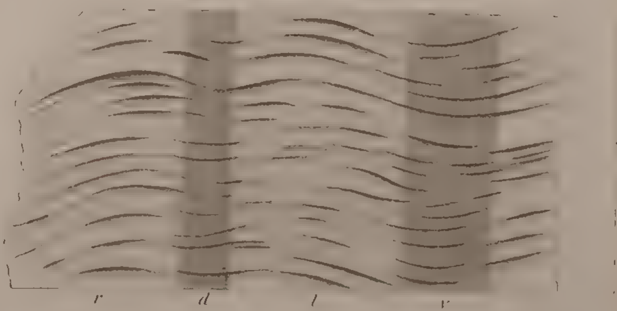
22.



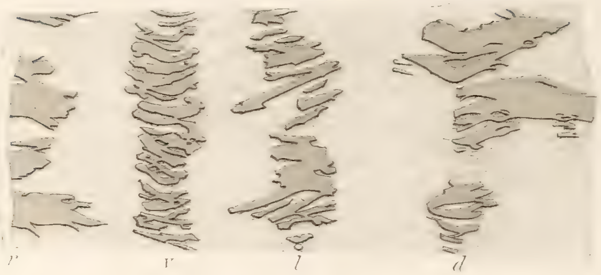
25



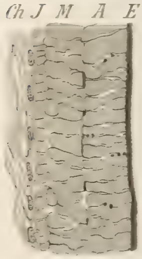
24.



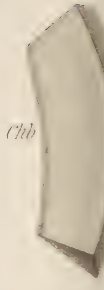
26.



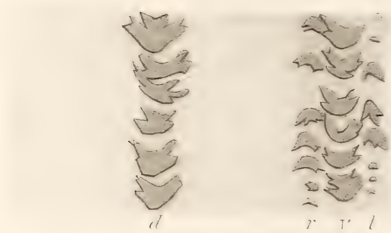
29.



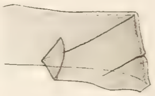
35.



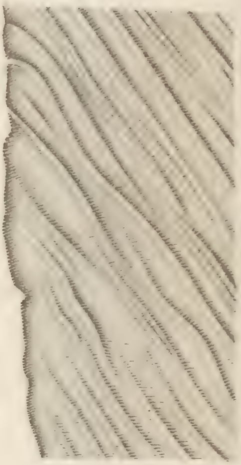
27a.



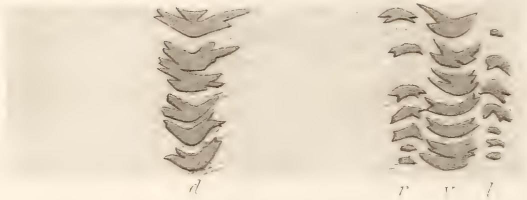
31.



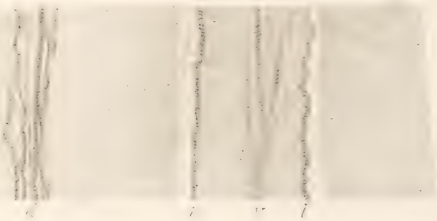
30.



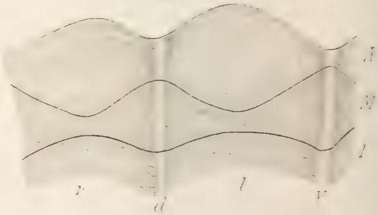
27b.



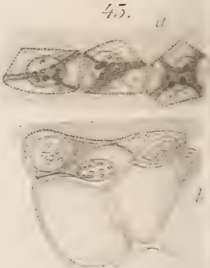
28.



33.

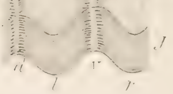


43.



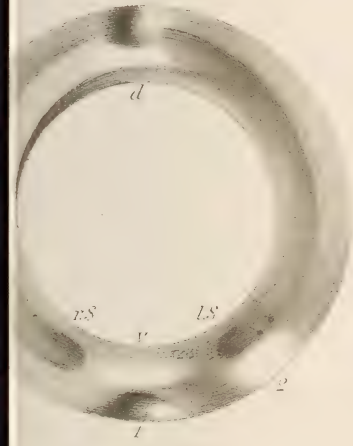
32.

34.



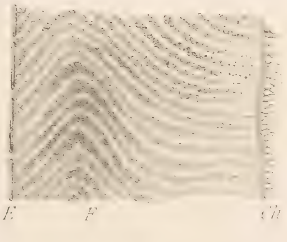
37.

36.

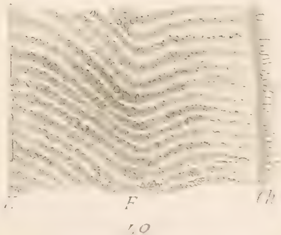


38.

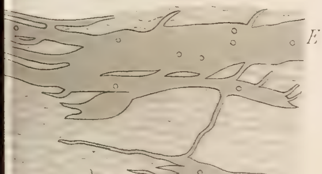
39.



40.

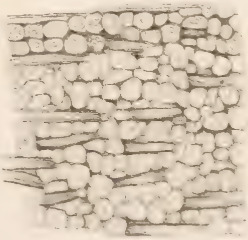


44.

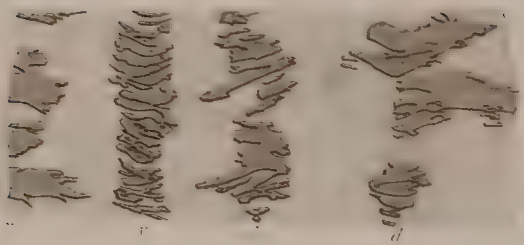


41.

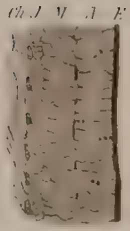
42.



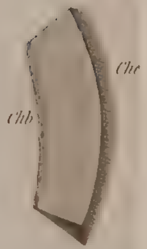
26.



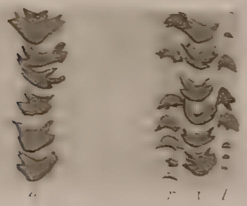
29.



35.

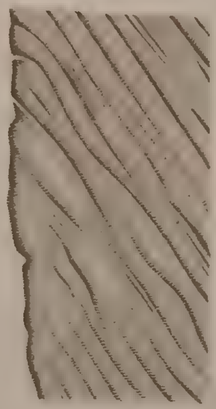


27^a.

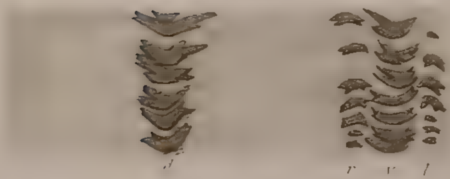


31.

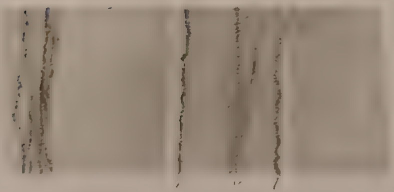
30.



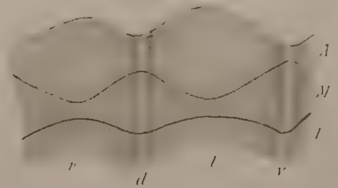
27^b.



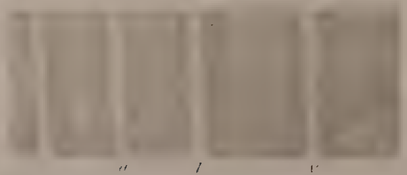
28.



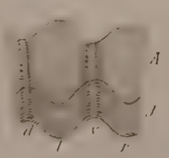
33.



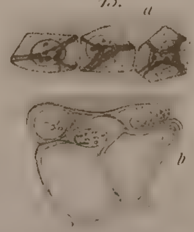
32.



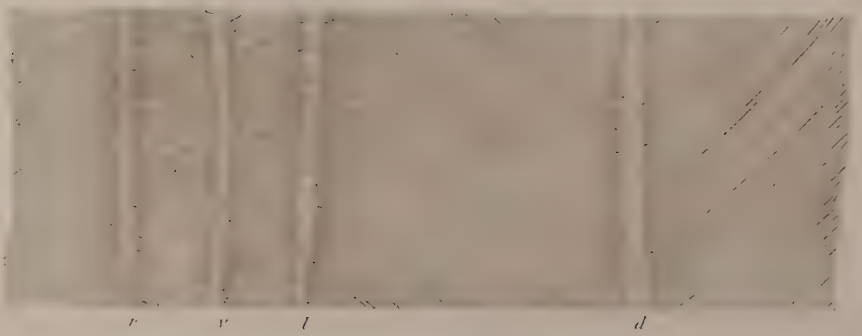
34.



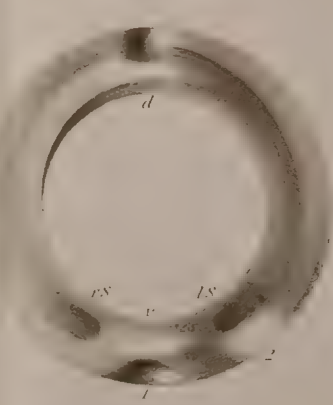
43.



37.

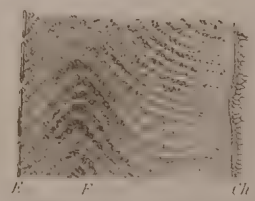


36.

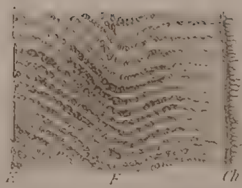


38.

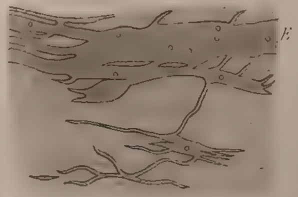
39.



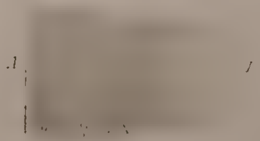
40.



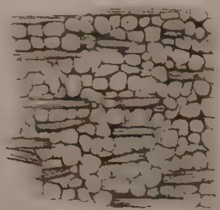
44.



41.

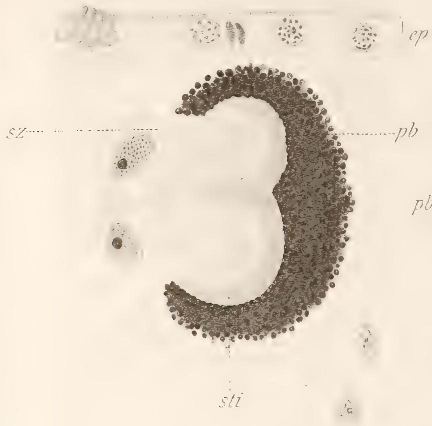


42.

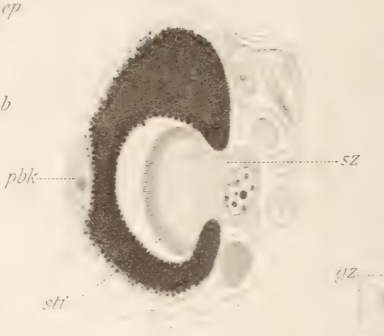


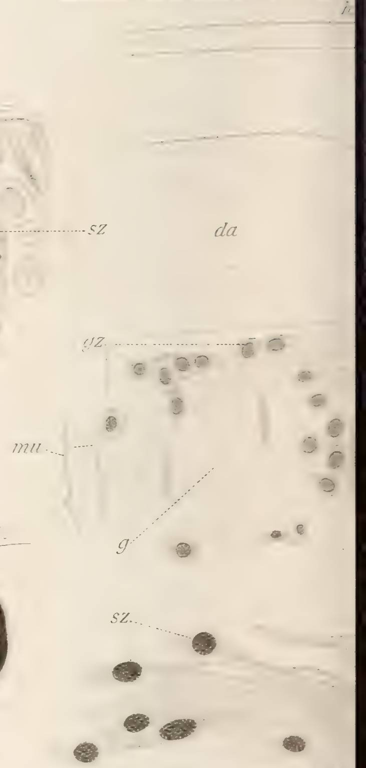
Lith. Anst. v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

1.

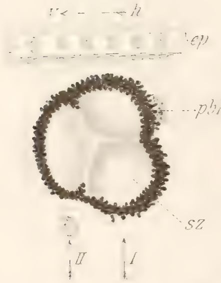


2.

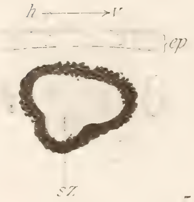




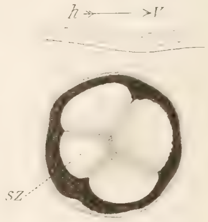
3.


v
h
ep
pbk
sz
II
I

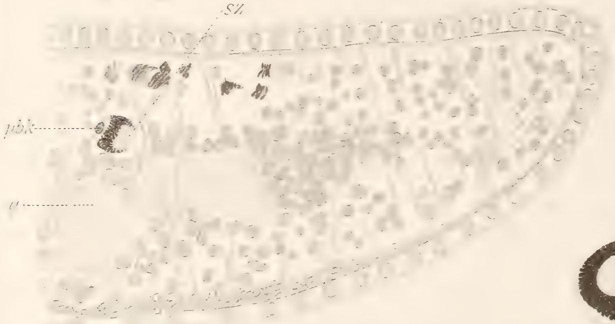
4.

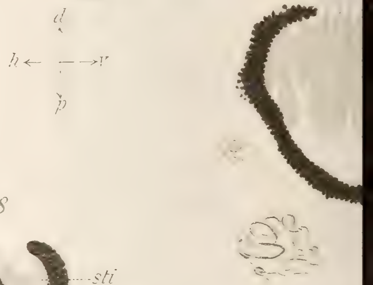


6.

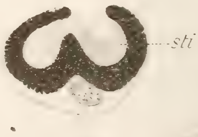


5.

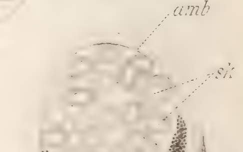




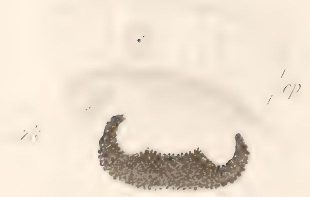
8



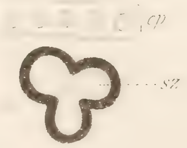
14.



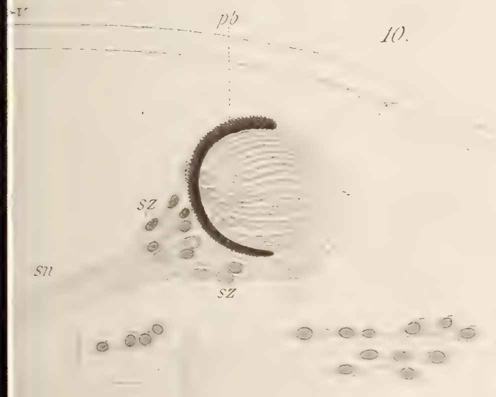
7.



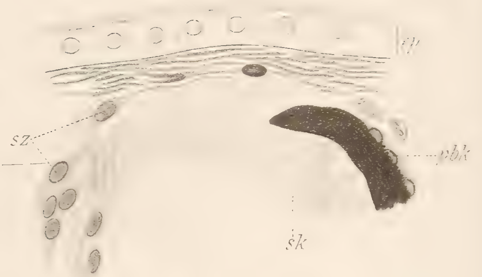
9.



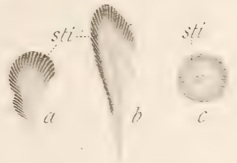
10.


pb
ep
sz
sn
sz

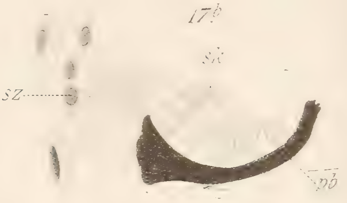
17a



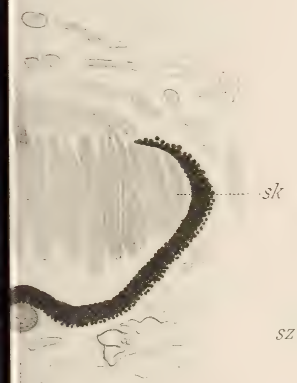
12.



17b

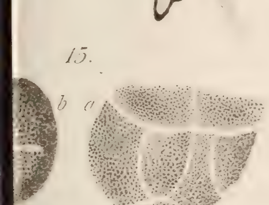


11.

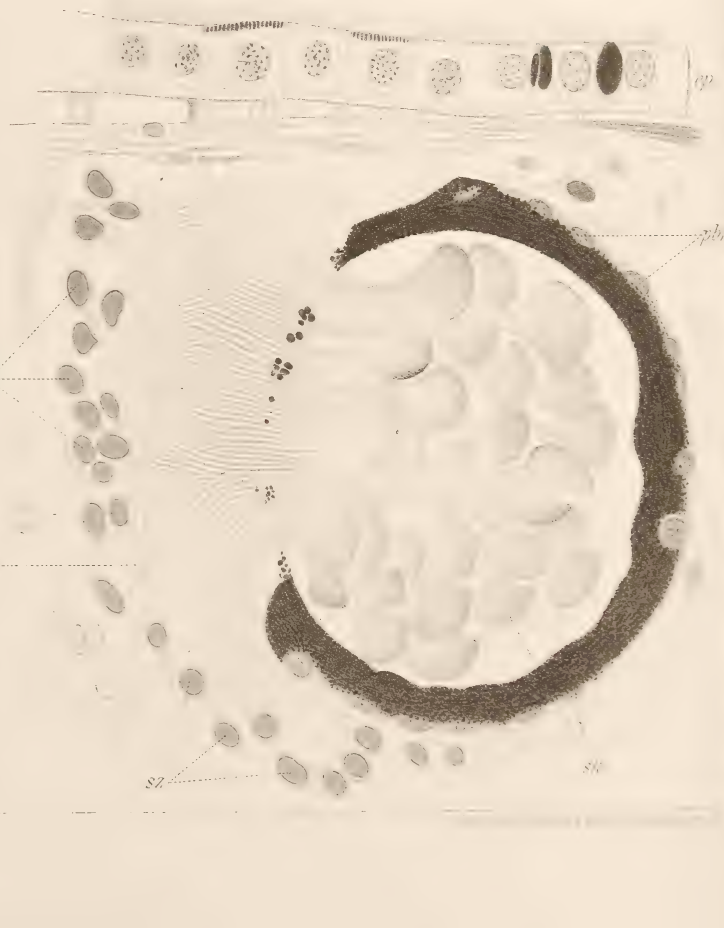


13.

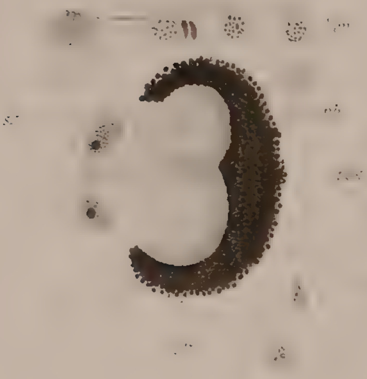
15.



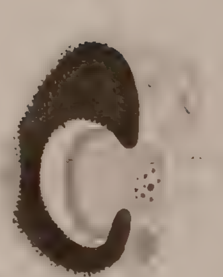
16.


ep
pbk
sz
wg
sz
sk

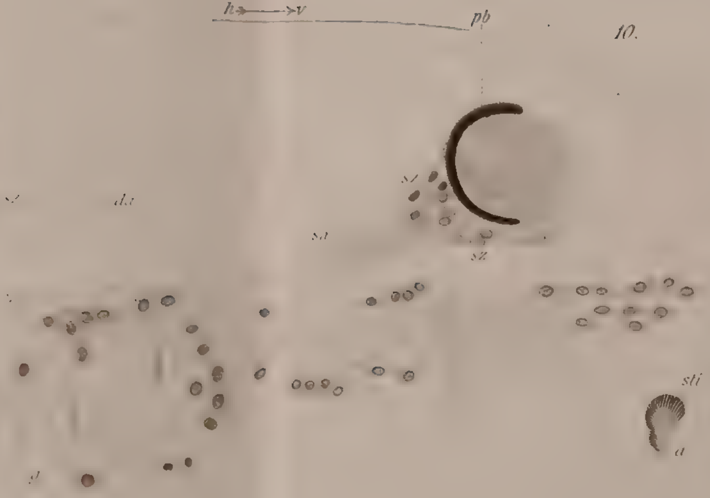
1.



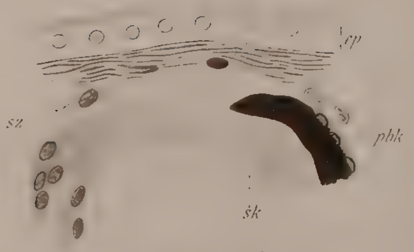
2.



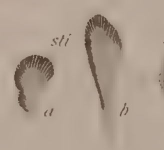
10.


h → v
pb
sz
sz
cp

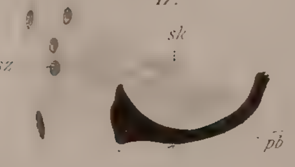
17a.



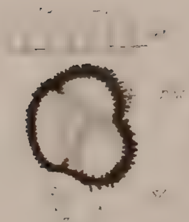
12.



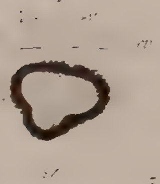
17b.



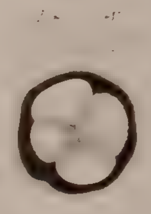
3.



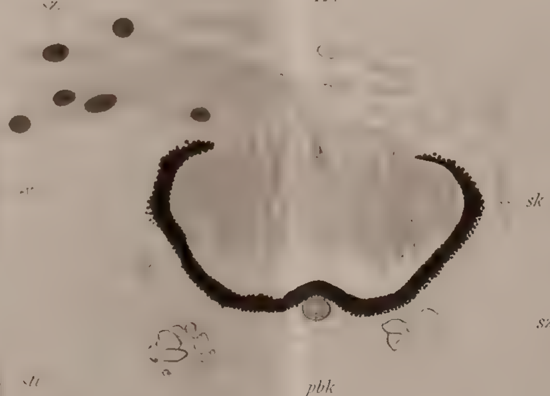
4.



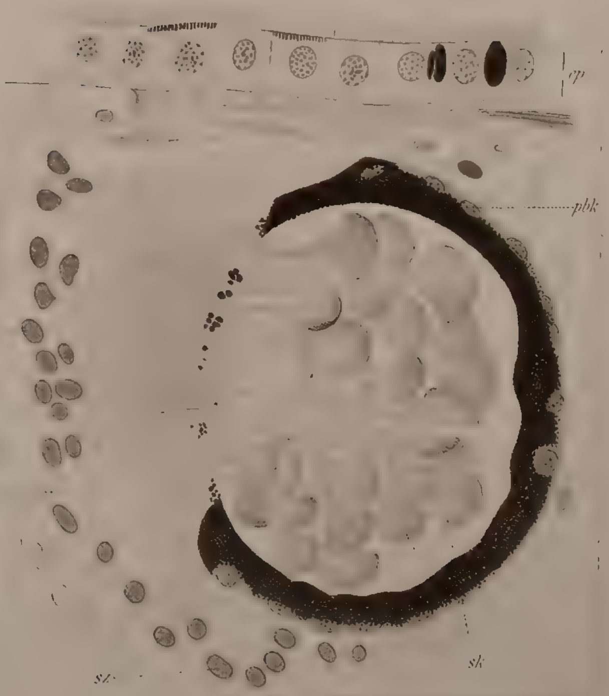
6.



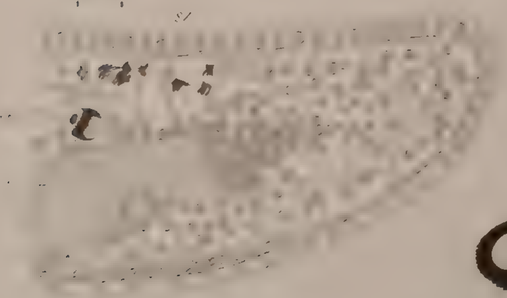
11.



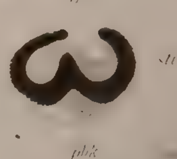
16.


cp
pbk
sz
wg
sz
sk

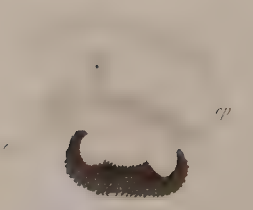
5.



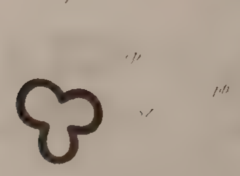
8.



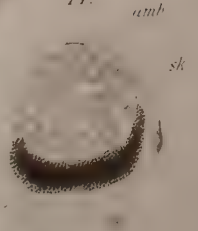
7.



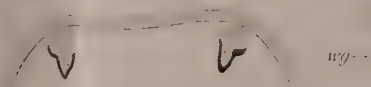
9.



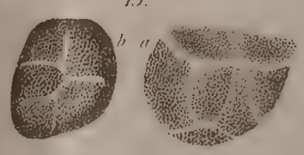
14.



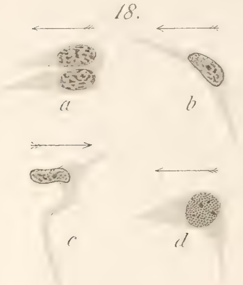
13.



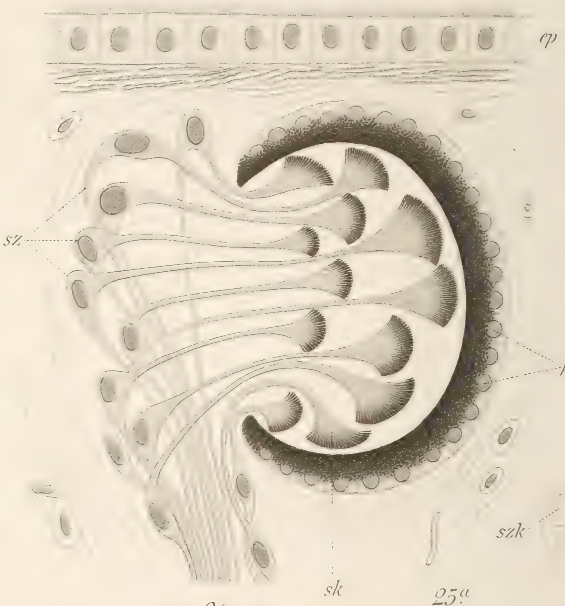
15.



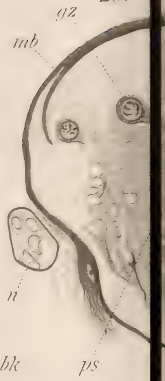
18.



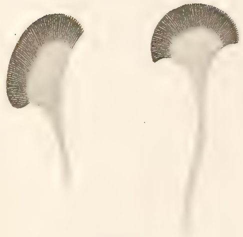
20.



28.

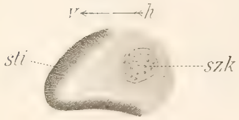


19.

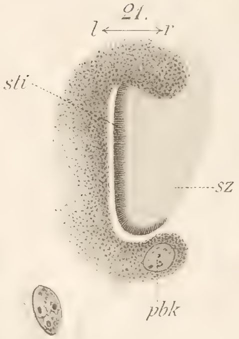


31.

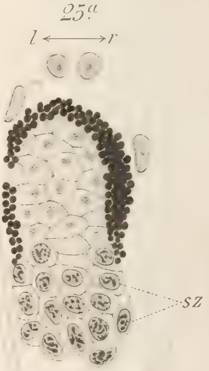
23.

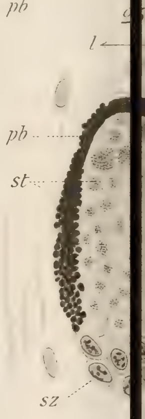


21.

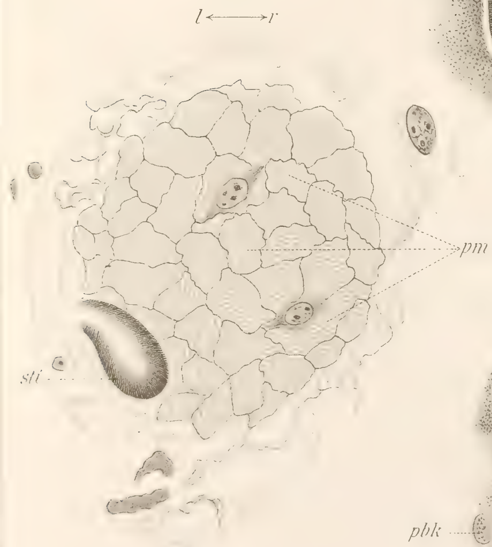

l
r
sti
sz
pbk

25a.

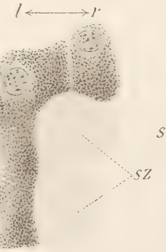




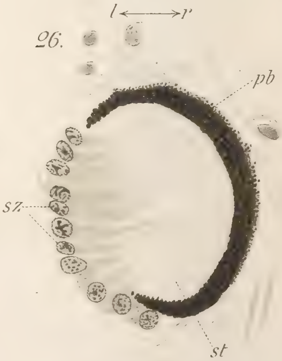
24.

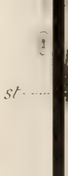


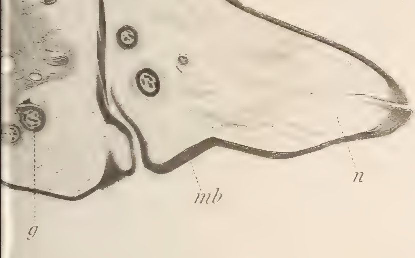
22.



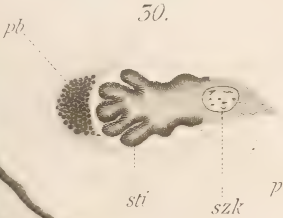
26.



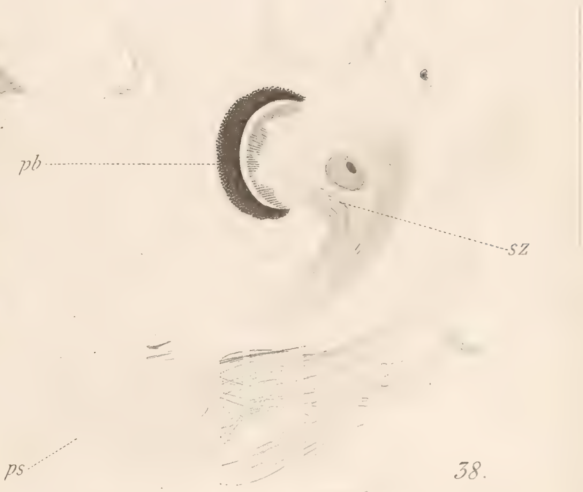




30.

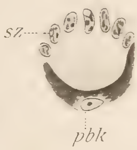


29.

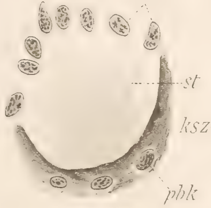


33.

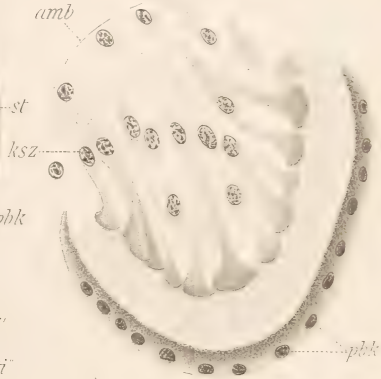
34.



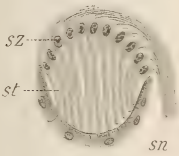
35.



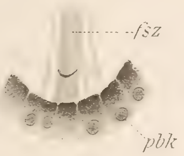
38.



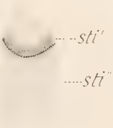
36.



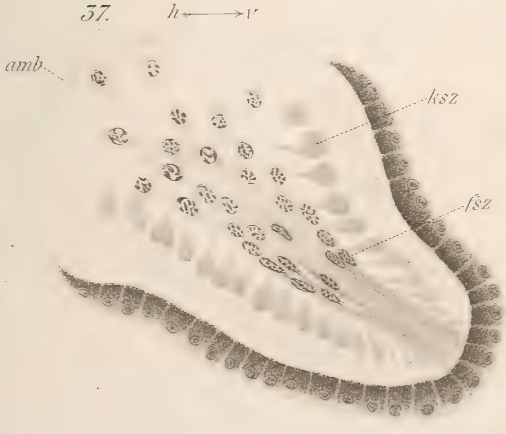
39.



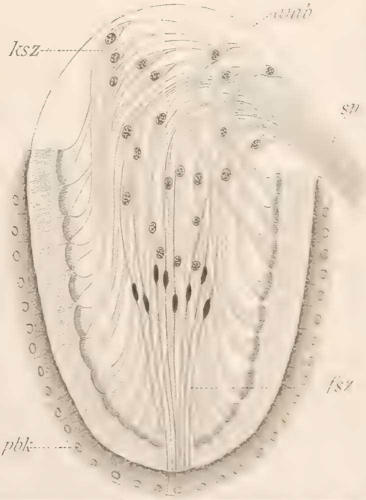
40.



37.

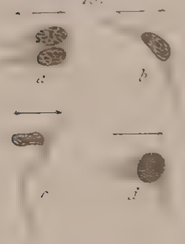

h→v
amb
ksz
fsz

41.

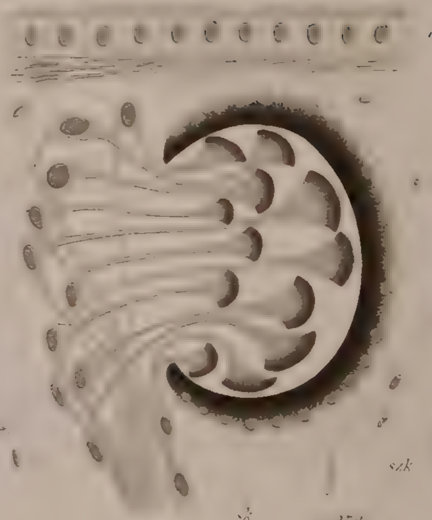

ksz
amb
sn
fsz
pbk

ann, Leipzig.

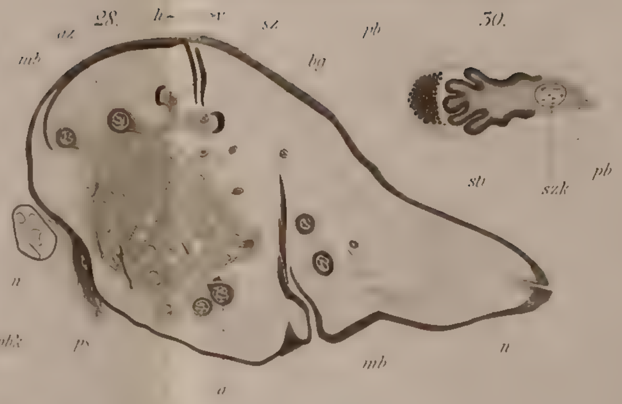
18.



20.



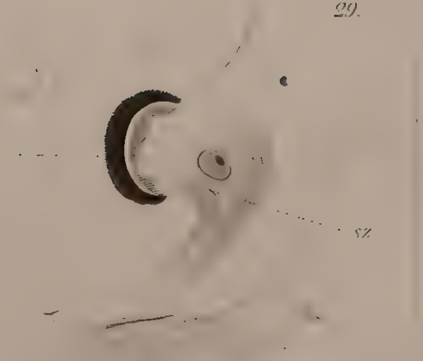
28.


h
v
sz
pb
oz
mb
bg
n
pbk
ps
mb
n
o

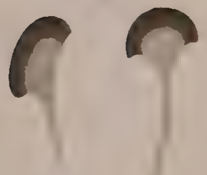
30.

sb
szk
pb

29.



19.

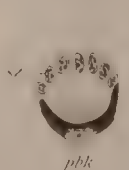


31.

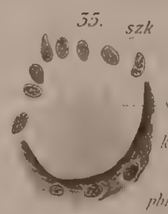
32.

33.

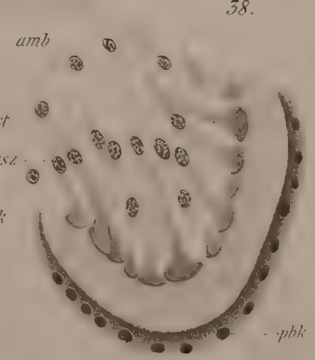
34.



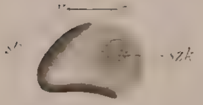
35.


szk
st
ksz
pbk

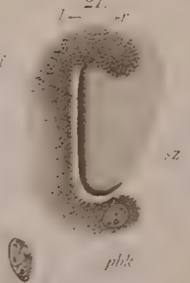
38.



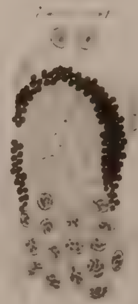
23.



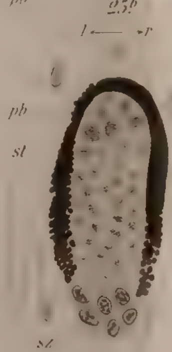
21.


l
r
sti
sz
pbk

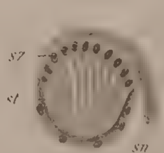
25a.



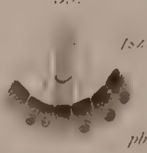
25b.



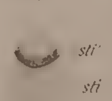
36.



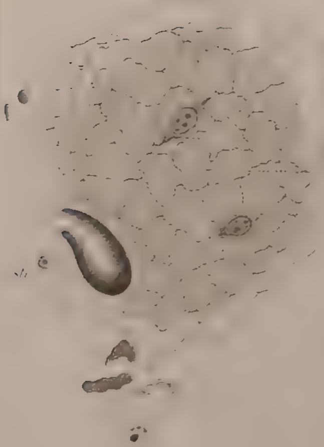
39.



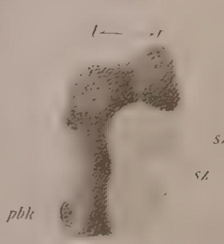
40.



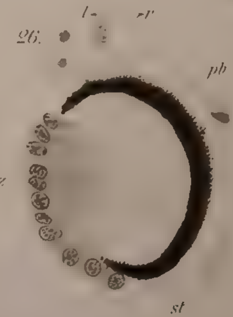
24.



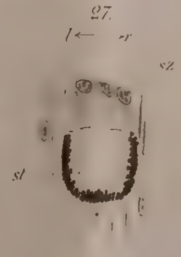
22



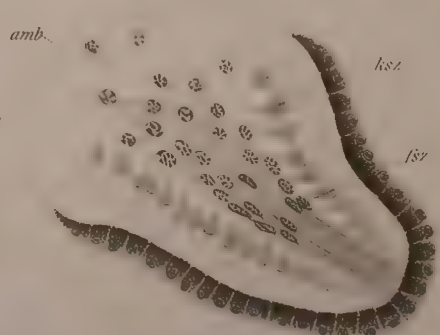
26.



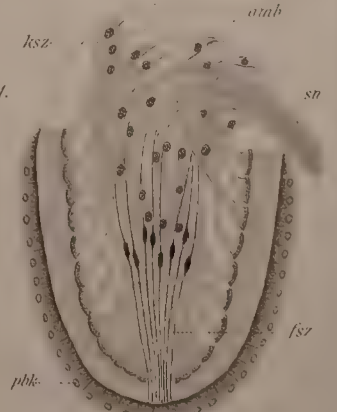
27.



37.

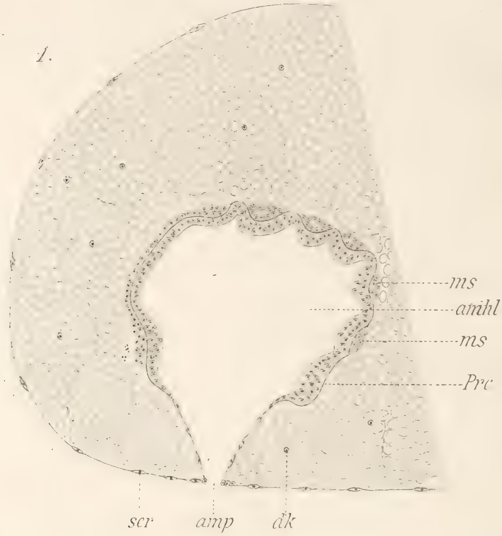

h
v
amb
ksz
fsz

41.

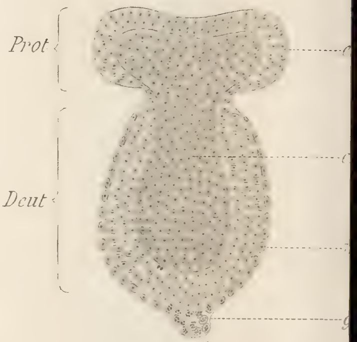

ksz
amb
sn
fsz
pbk

Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

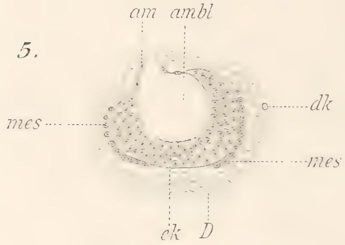
1.


ms
amhl
ms
Prc
scr
amp
dk

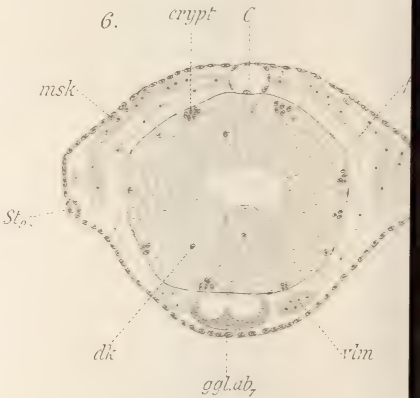
2.


Prot
Deut

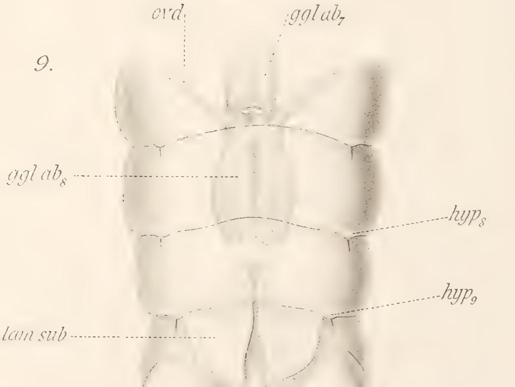
5.

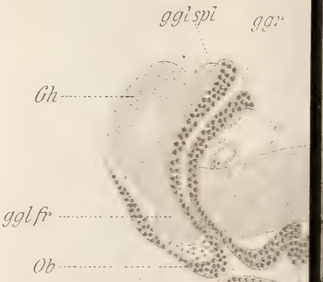

am
ambl
dk
mes
mes
ek
D

6.

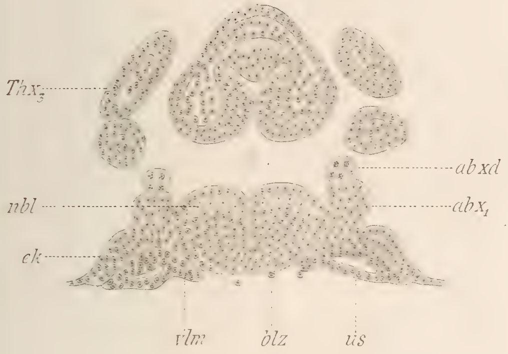

crypt
C
msk
St$_9$
dk
ggl.ab$_7$
vlm

9.

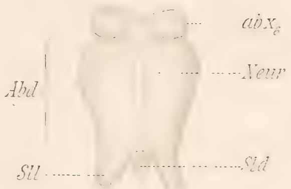

ovd
ggl ab$_7$
ggl ab$_8$
hyp$_8$
hyp$_9$
lam sub
cerc
lam sup

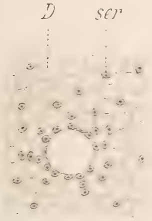

ggl spl
ggr
Gh
ggl fr
Ob
O
Hyp
cd

3.


Thx3
abxd
nbl
abx1
ek
vlm
ölz
üs

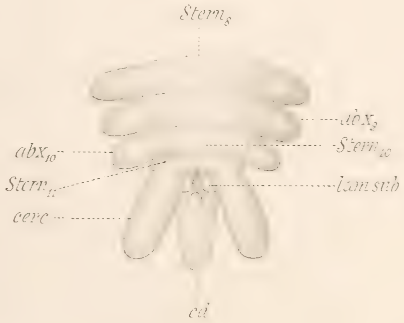
4.

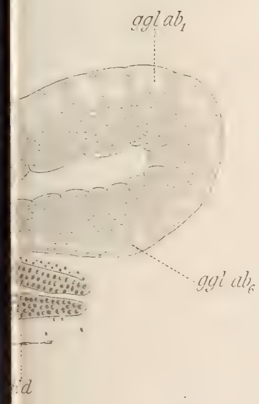

abx8
Neur
Abd
Stl
Std



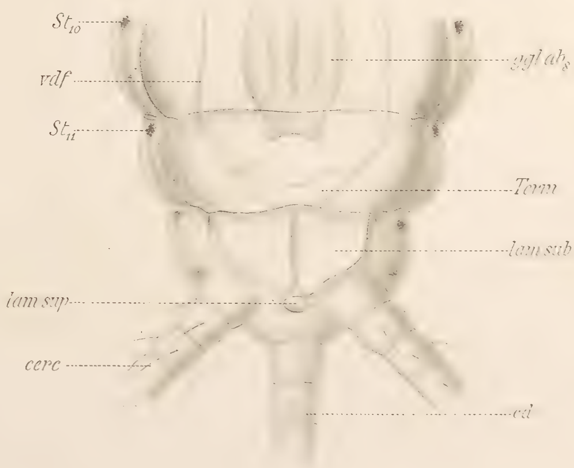
7.

8.


Stern8
abx9
Stern10
abx10
Stern11
lam sub
cerc
cd

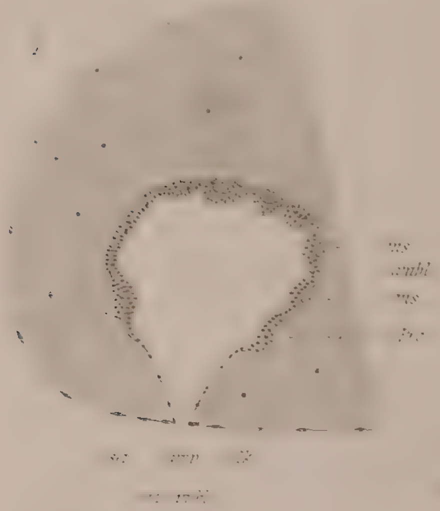

ggl ab1
ggl ab6
d

11.


St10
ggl ab8
vdf
St11
Term
lam sub
lam sup
cerc
cd

mann . Leipzig.

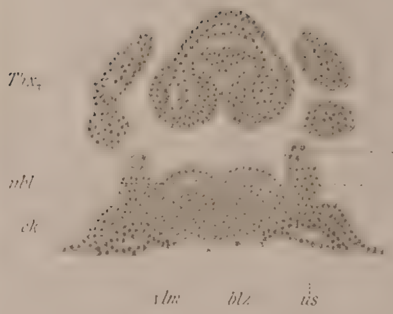
1.


ms
subl
ms
pr
ex

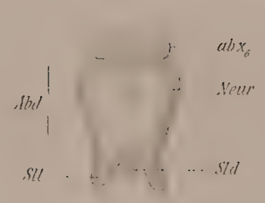
2.

Prot
Dent
ch
ms
oe

3.

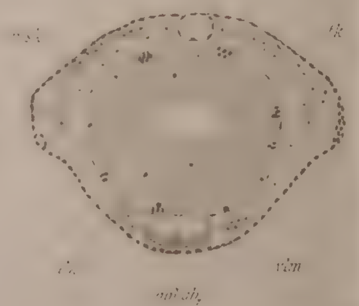

Thx
abxd
abx
ubl
ck
vlm
blz
us

4.


abx$_6$
Abd
Neur
Sll
Sld

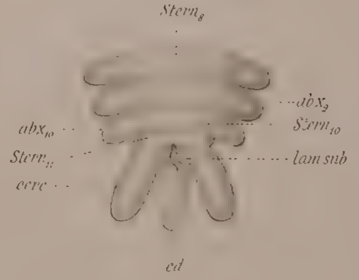
5.

6.



7.

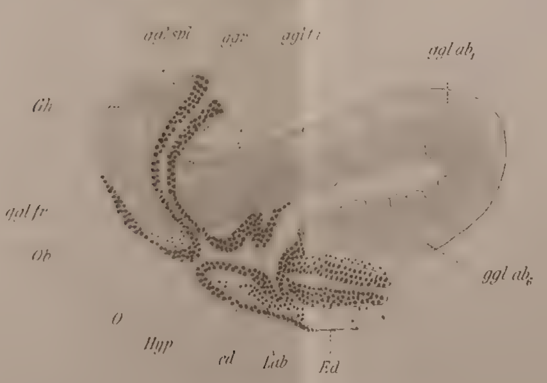
8.


Stern$_8$
abx$_9$
abx$_{10}$
Stern$_{10}$
Stern$_{11}$
lam sub
cerc
ed

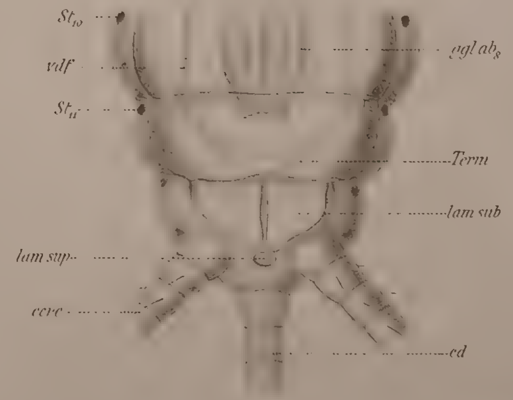
9.

hyp.
hyp.
lam sup

10.


ggl spi
ggr
ggl t
ggl ab$_1$
Gh
ggl fr
Ob
ggl ab$_6$
O
Hyp
ed
Lab
Ed

11.

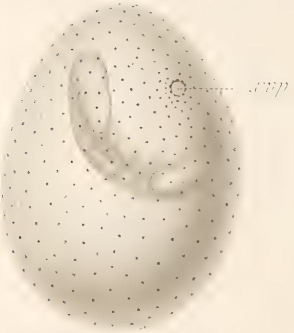

St$_{10}$
vdf
St$_{11}$
ggl ab$_8$
Term
lam sub
lam sup
cerc
ed

Heymons del.

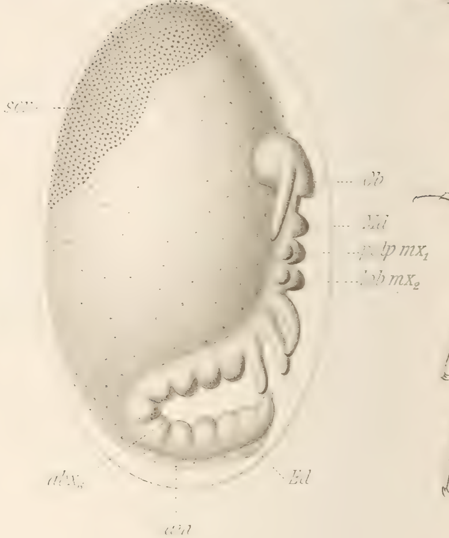
Verl. v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

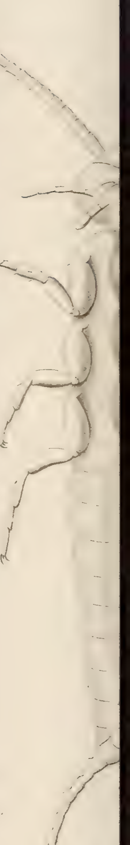
[illegible]

12.

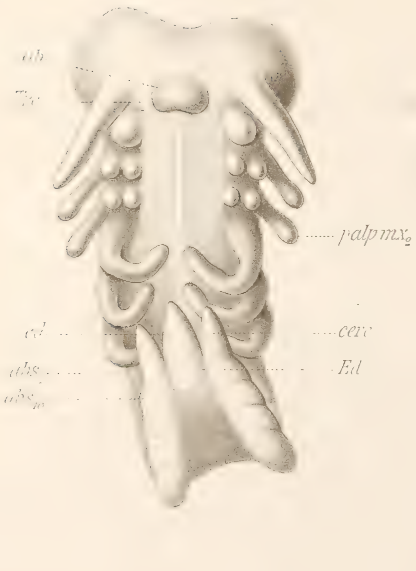

emp

13.

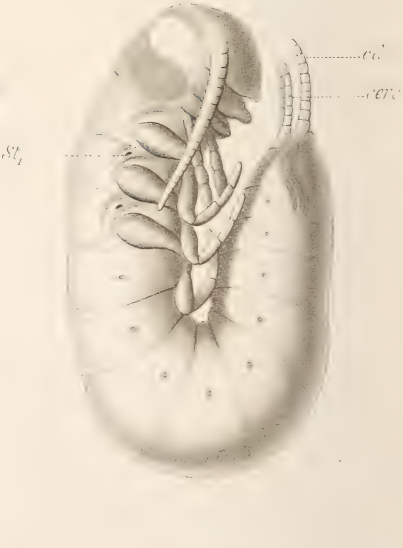

scr
Lb
Md
palp mx$_1$
lab mx$_2$
abs$_8$
Ed
am

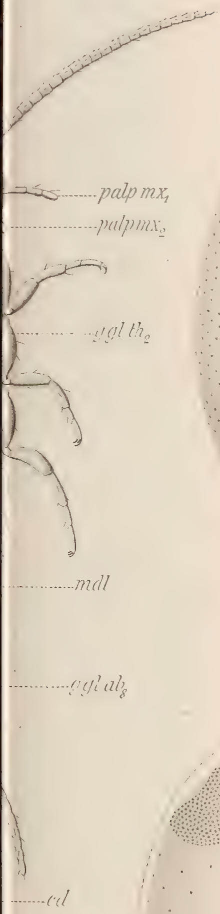


17.

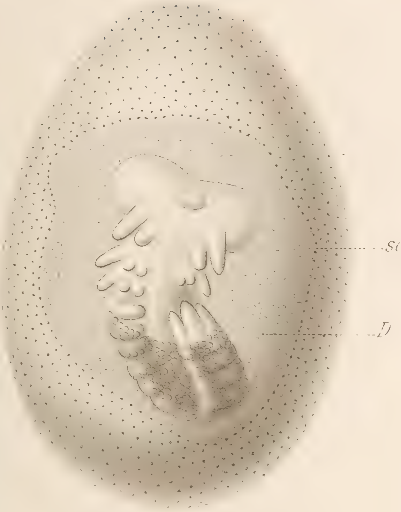

ab
Tr
palp mx$_2$
cd
cerc
abs$_7$
Ed
abs$_{10}$

18.

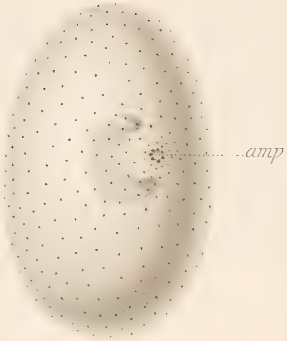

cd
cerc
St$_1$


palp mx_1
palp mx_2
ggl th_2
mdl
ggl ab_8
cd

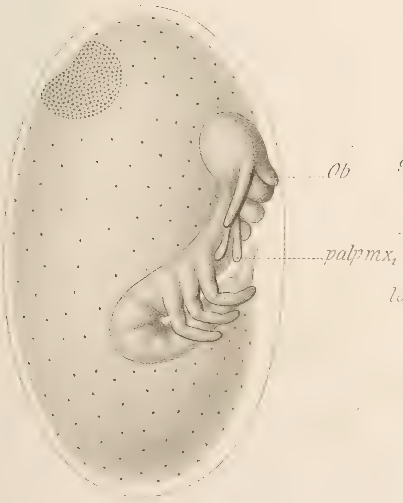
15.


scr
D

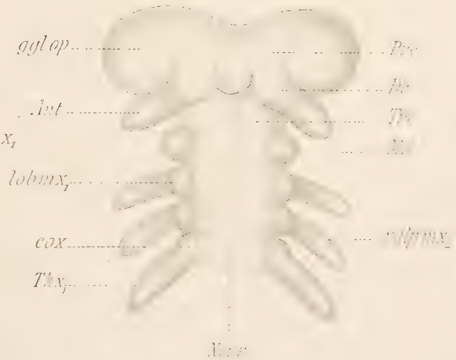
16.


amp

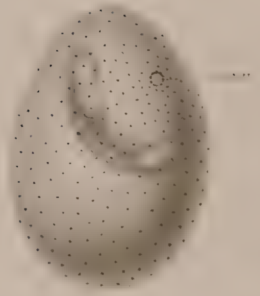
19


Ob
palp mx_1

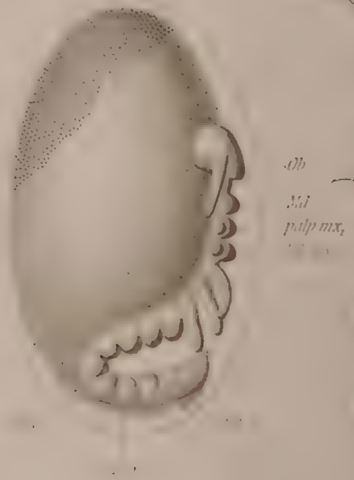
20.


ggl op
Ant
lob mx_1
cox
Thx_1
Prc
Dc
Tc
Md
palp mx_2
Ner

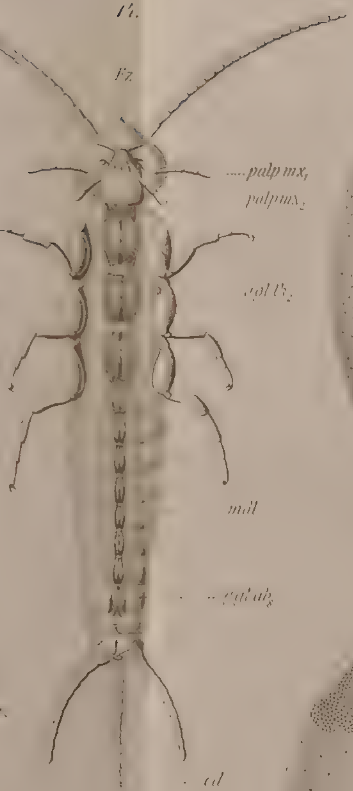
12.



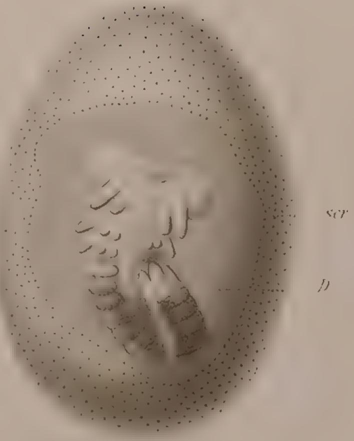
13.


Ob
Md
palp mx₁

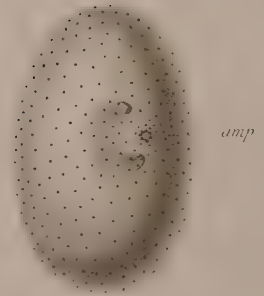
14.


Fz
palp mx₁
palp mx₂
ggl th₂
mdl
ggl ab₈
cd

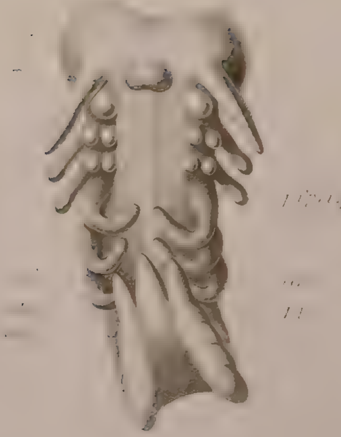
15.



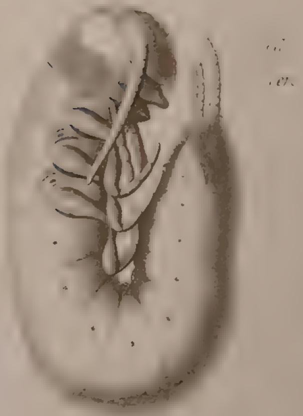
16.



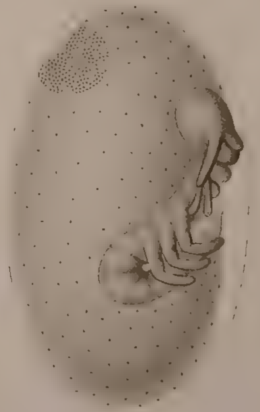
17.



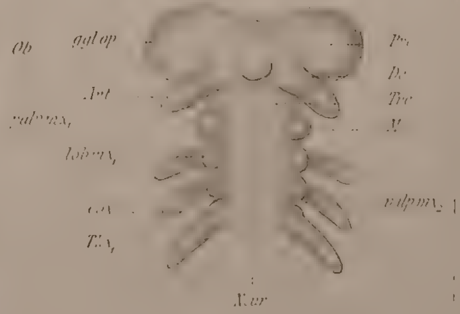
18.



19



20.


ggl op
Ant
palp mx₁
lob mx₁
Tib₁
Pr
Tr
palp mx₂
N.ur

Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXII.

Fig. 1.

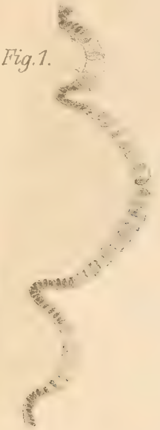
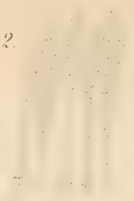


Fig. 2.



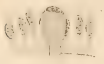


Fig. 3.

Fig. 4.

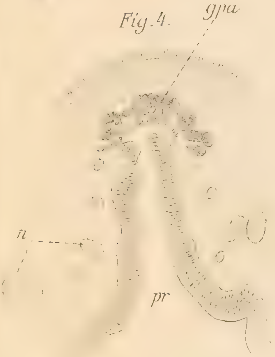


Fig. 5.

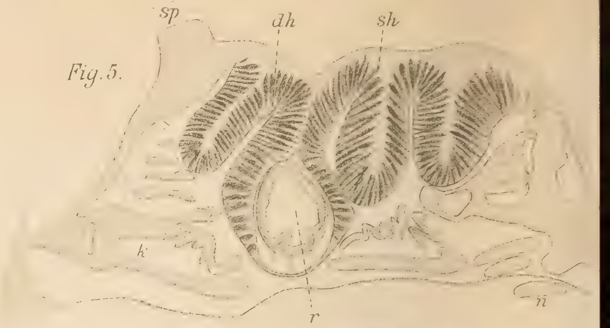


Fig. 6.

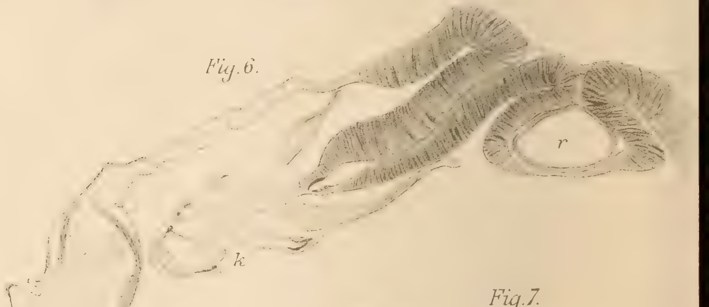


Fig. 7.

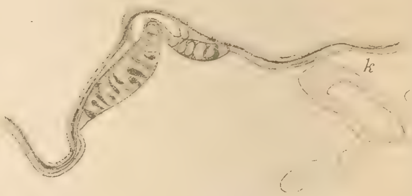


Fig. 8.

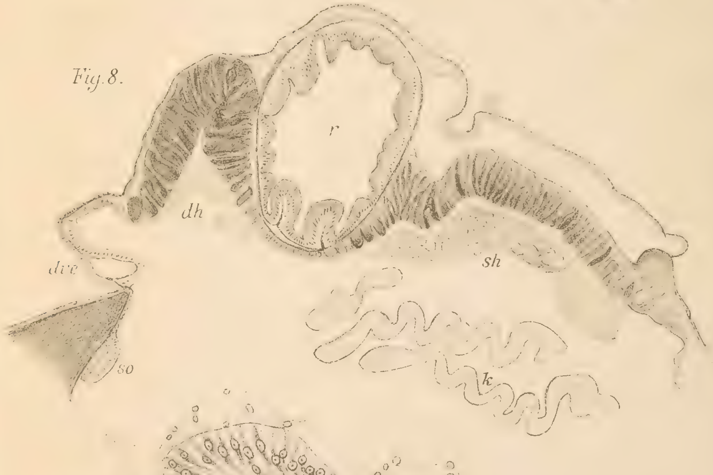

r
dh
dve
sh
so
k

Fig. 10.

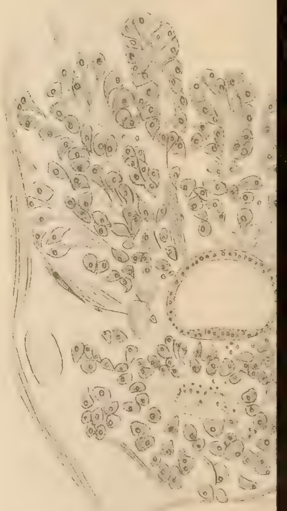
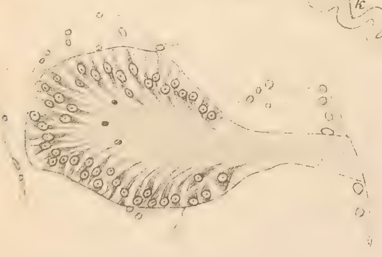


Fig. 12.



Thiele delin.

Verlag v. Wilhel

Fig. 11.

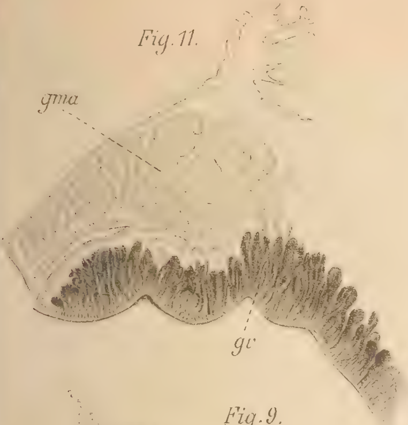


Fig. 13.

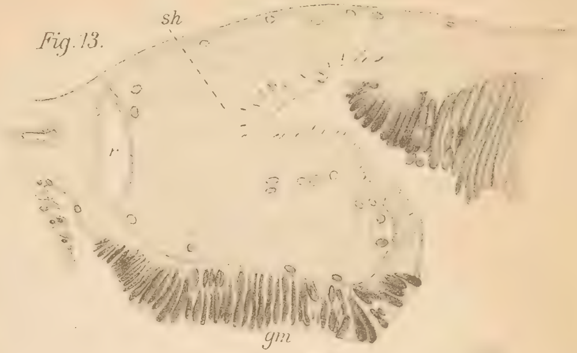


Fig. 9.

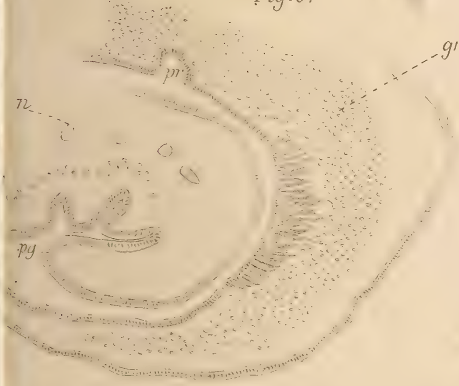


Fig. 14.

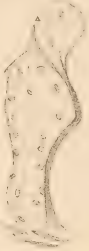


Fig. 15.

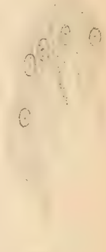


Fig. 16.

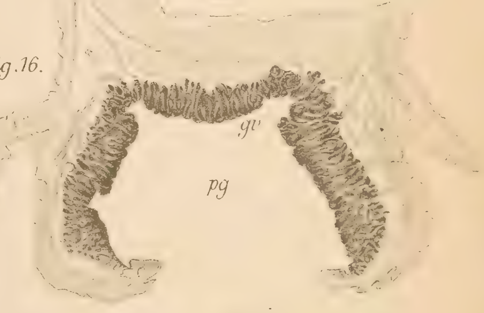


Fig. 18.

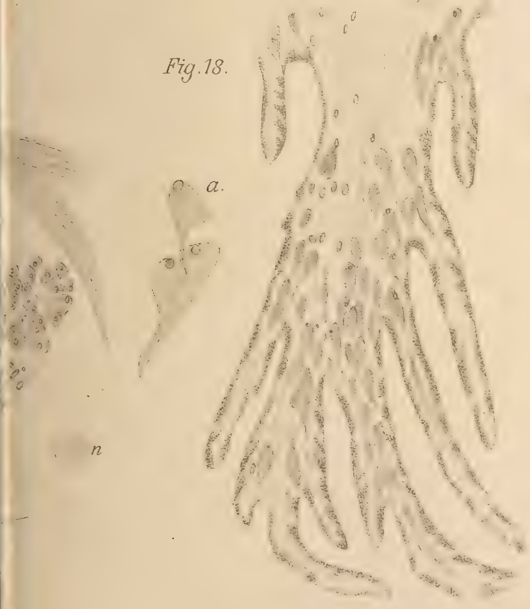


Fig. 17.

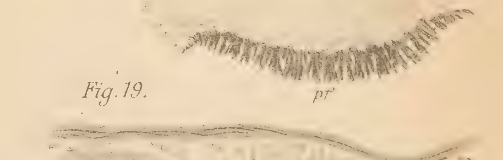
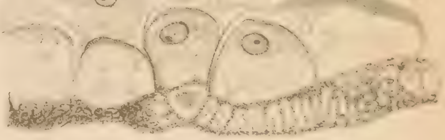
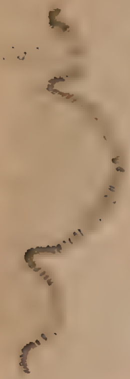


Fig. 19.



elmann in Leipzig



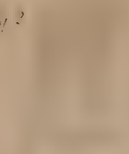


Fig 2.

Fig 3.

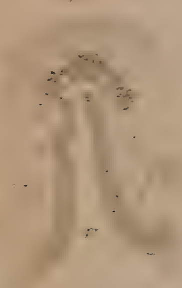


Fig.

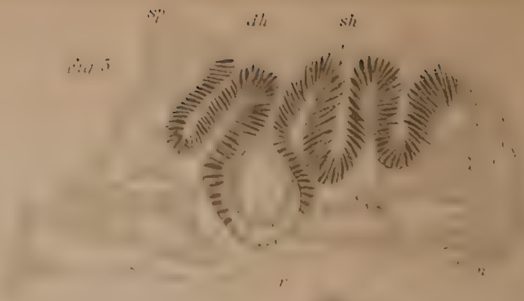


Fig 5.

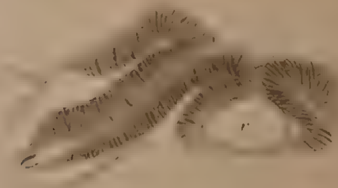


Fig 6.

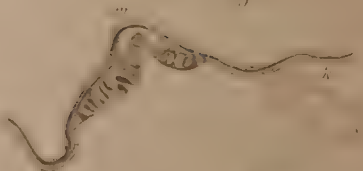


Fig 7.

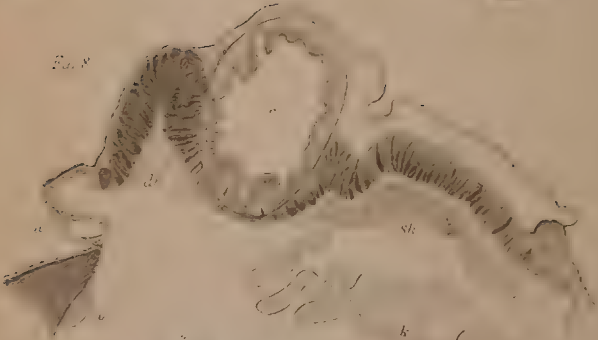


Fig 8.

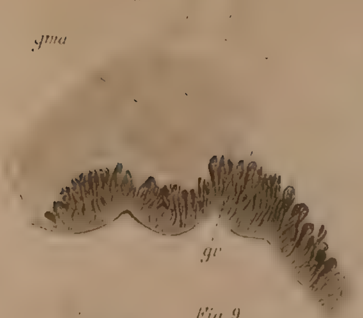


Fig 11.

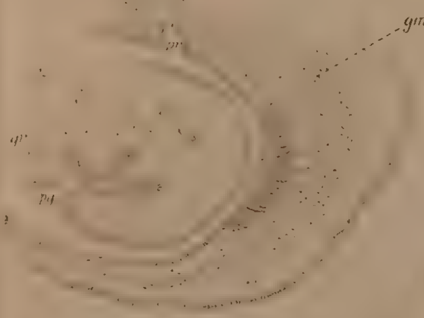


Fig. 9.

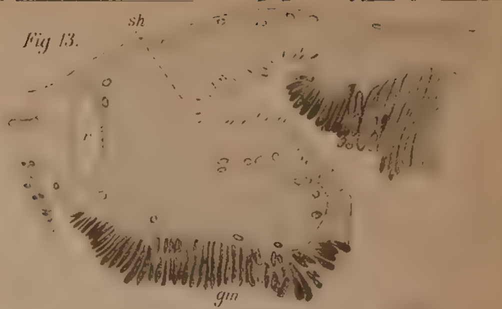


Fig 13.

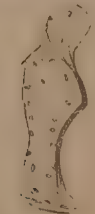


Fig 14.

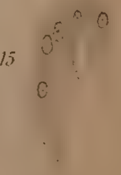


Fig. 15.

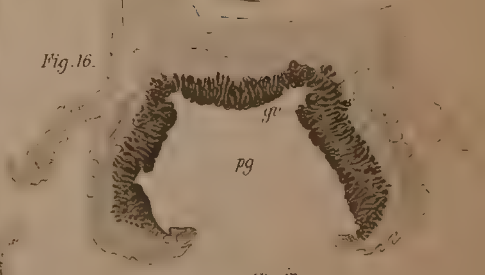


Fig. 16.

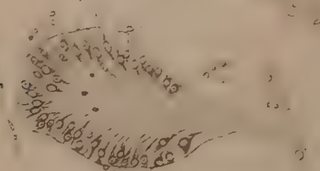


Fig. 12.

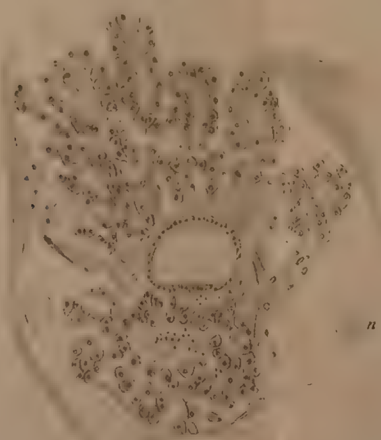


Fig 10.

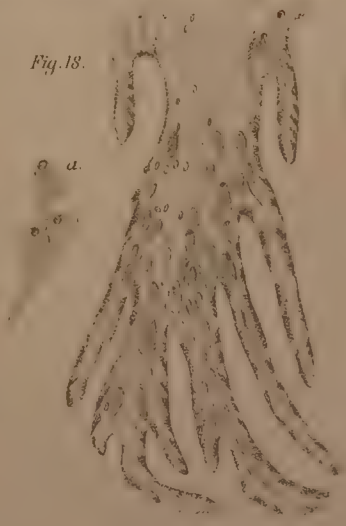


Fig. 18.

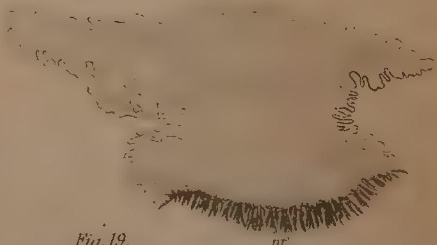


Fig. 17.

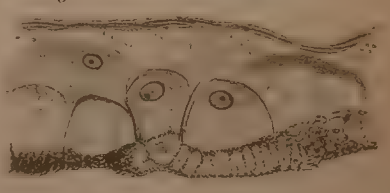


Fig. 19.

Wilhelm Engelmann

Fig. 20.

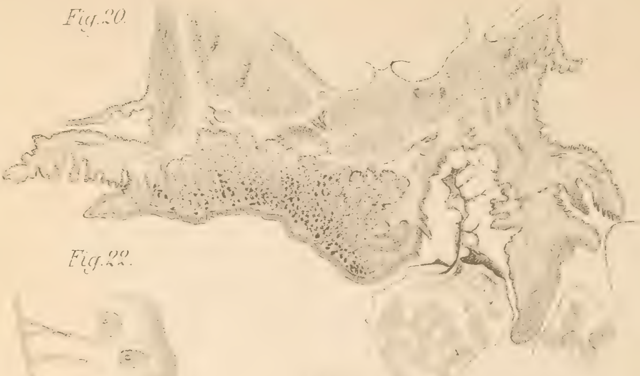


Fig. 26.

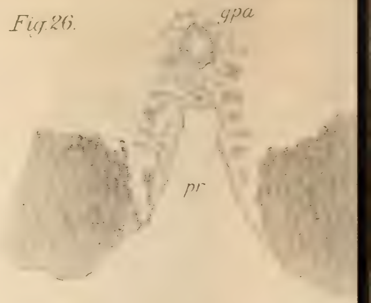


Fig. 22.

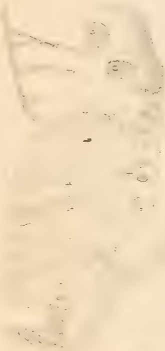


Fig. 21.

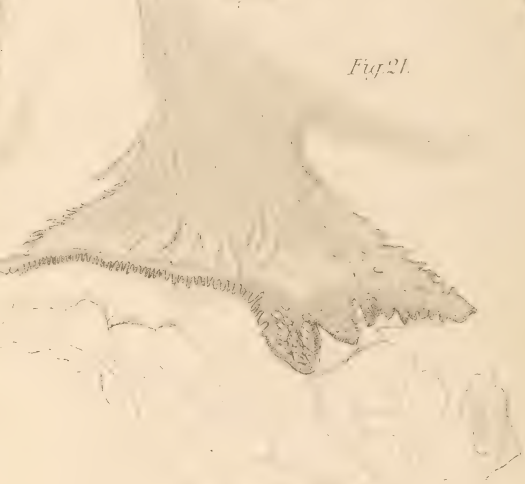


Fig. 27.

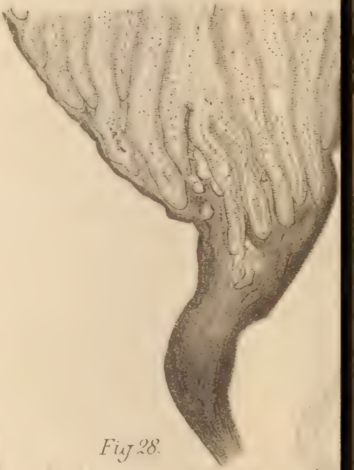


Fig. 28.

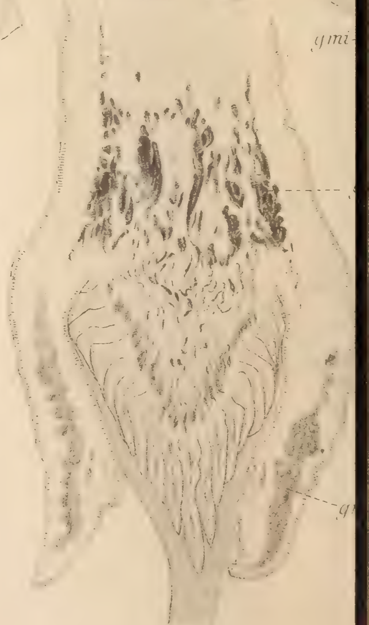


Fig. 23.

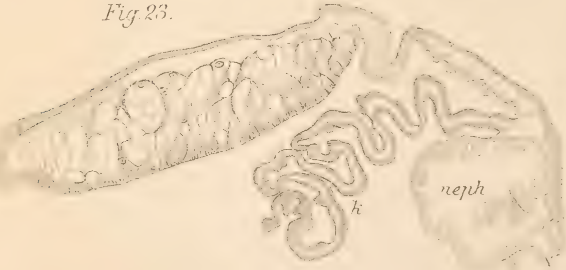


Fig. 24.

Fig. 25.

Wilhel

Fig. 29.

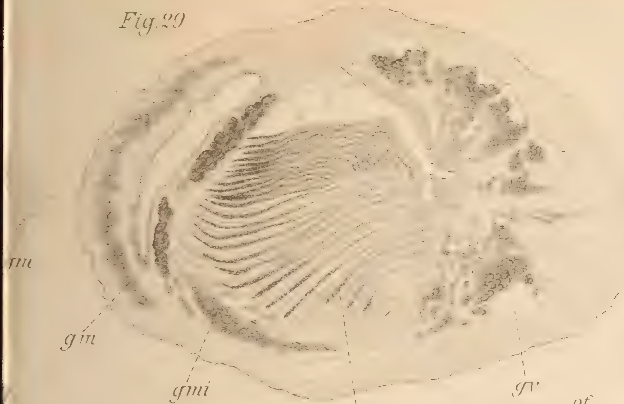

gm
gm
gmi
gv
pf

Fig. 33.

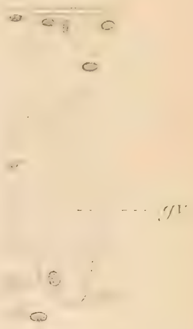


Fig. 31.

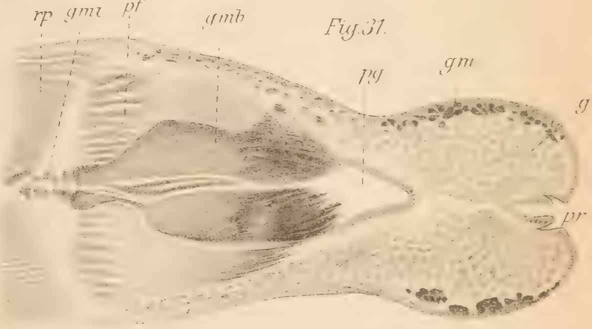

rp
gmi
pf
gmb
pg
gm
gv
pr

Fig. 30.

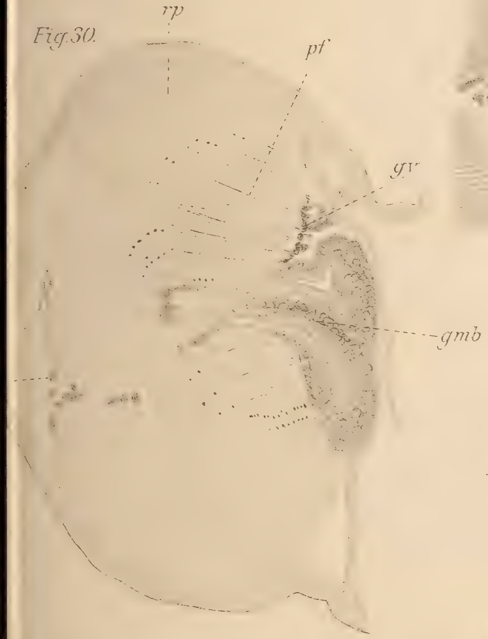


Fig. 34.

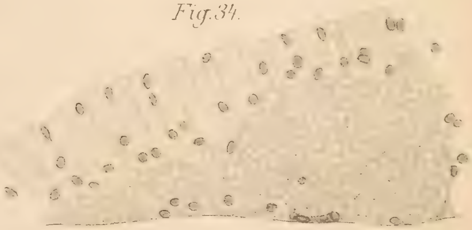


Fig. 32.

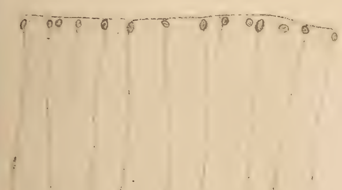
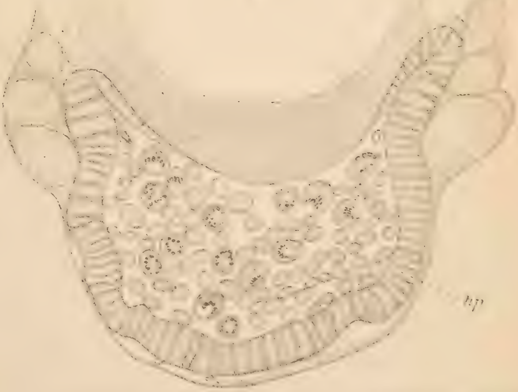


Fig. 35.



elmann

Fig. 20.

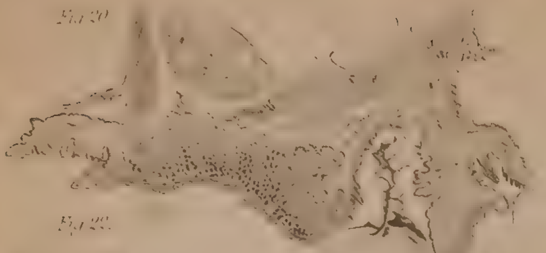


Fig. 21.

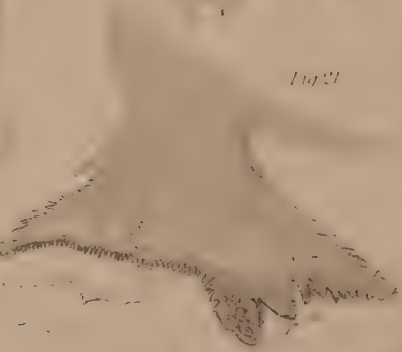


Fig. 22.

Fig. 23.

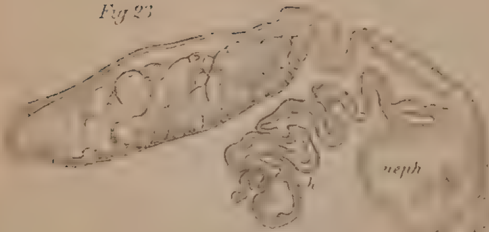


Fig. 24.

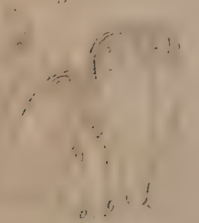


Fig. 25.

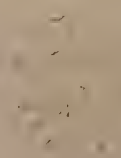


Fig. 26.

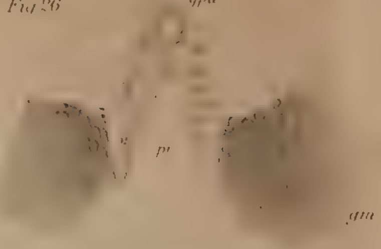


Fig. 27.

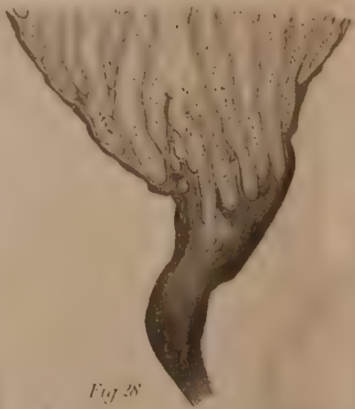


Fig. 28.

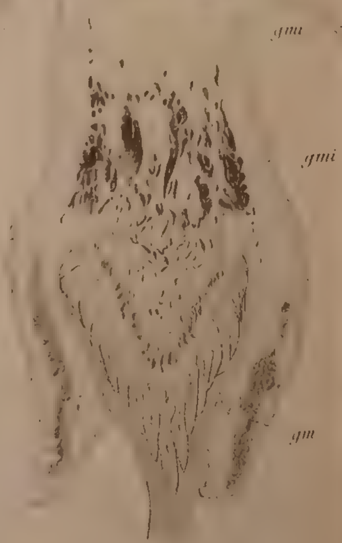


Fig. 29.

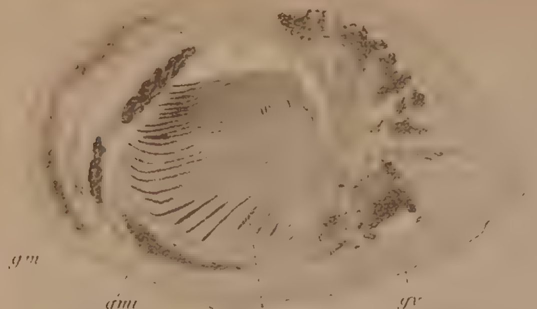


Fig. 30.

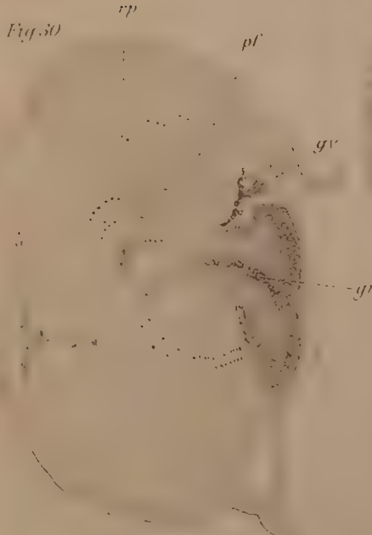


Fig. 31.

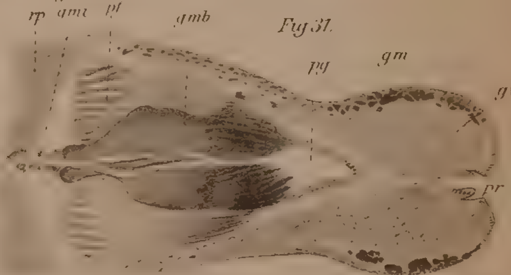

rp
gmi
pl
gmb
pg
gm
gv
pr

Fig. 32.

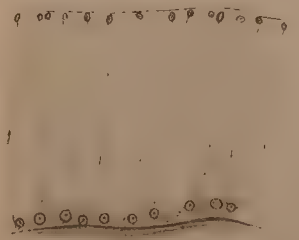


Fig. 33.

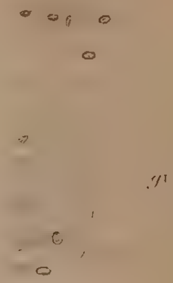


Fig. 34.

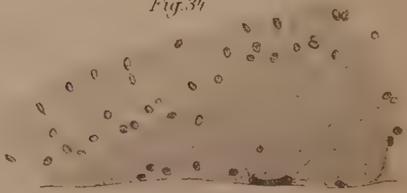
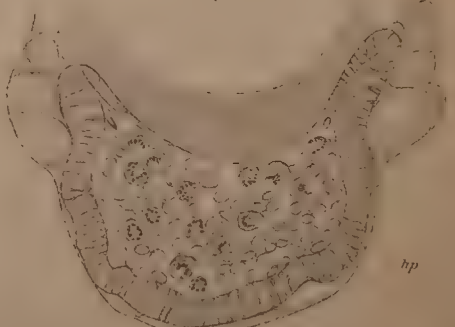
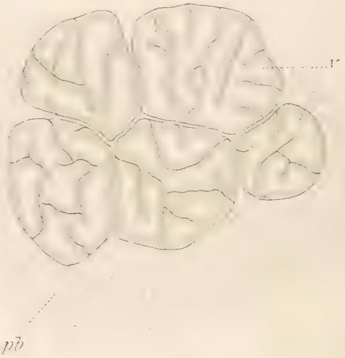


Fig. 35.

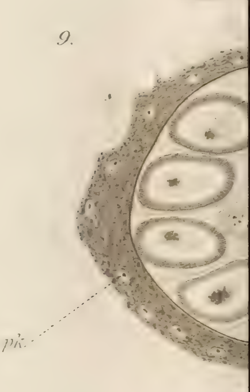


Wilhelm Engelmann

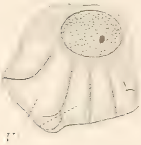
2.



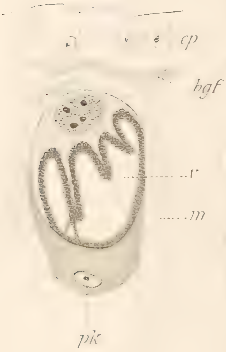
9.



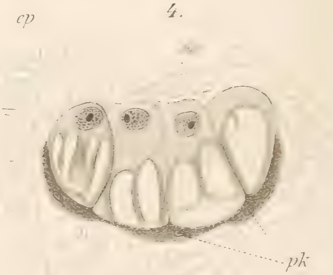
1.



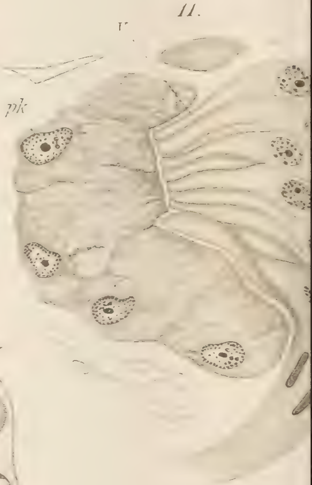
3.



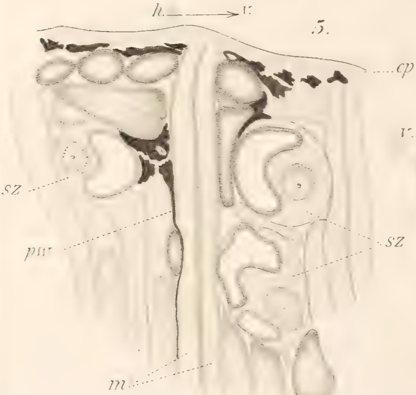
4.



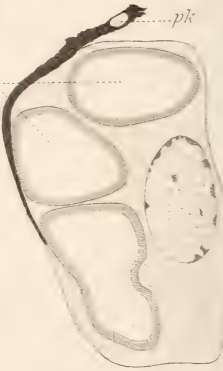
11.



5.

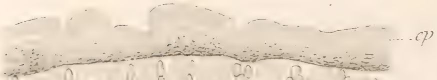

h → v
cp
sz
sz
pw
m

6.

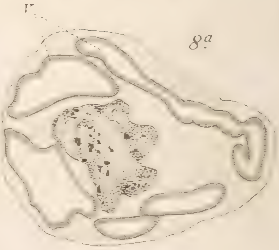


8b

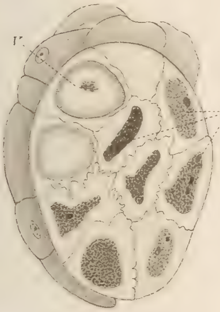
7.



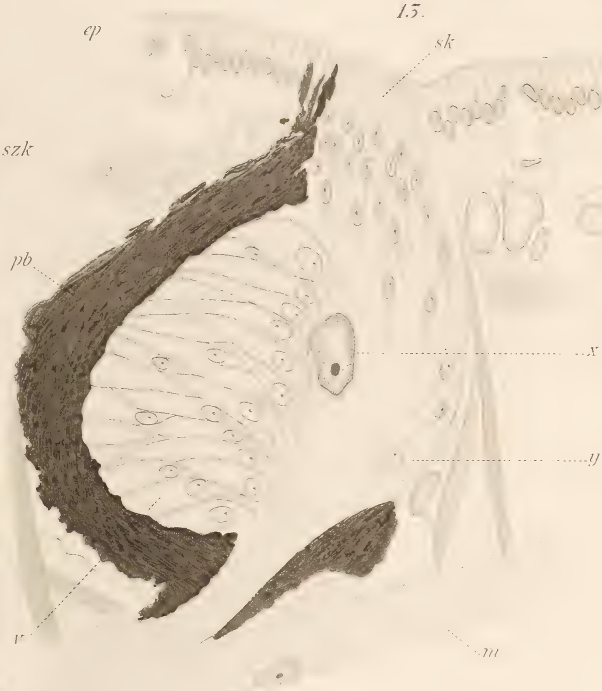
8a

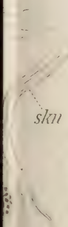


10.

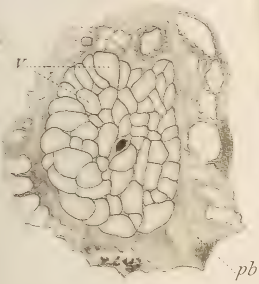


13.

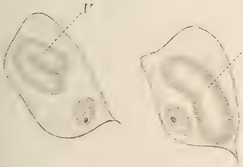

ep
sk
pb
x
y
v
m



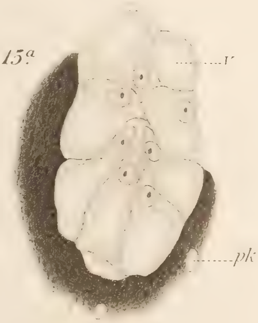
12.



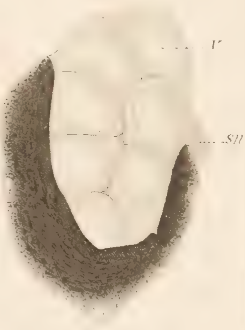
14.



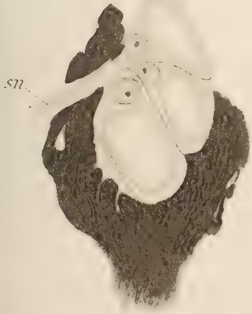
15.ª



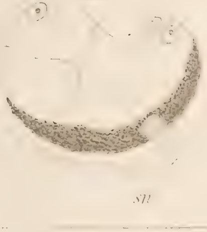
15.ᵇ



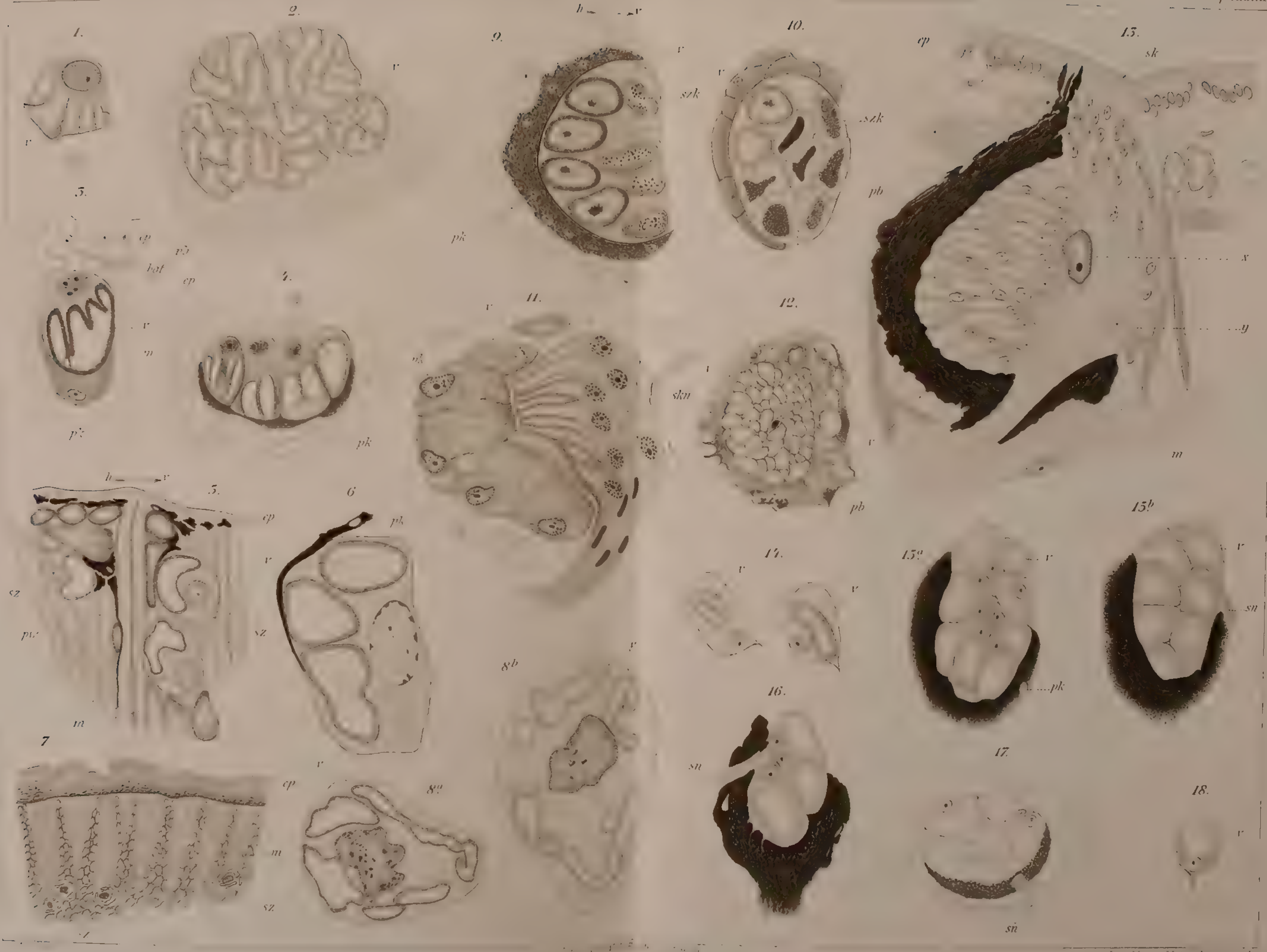
16.



17.

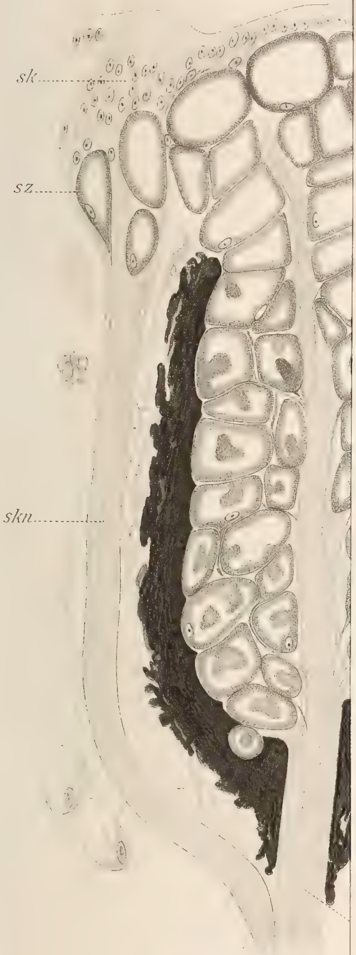


18.

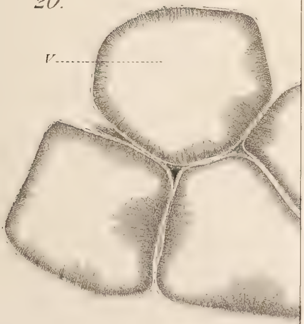

1.
v
2.
v
9.
h
v
v
szk
10.
v
szk
pb
cp
13.
sk
x
y
m
3.
cp
vb
bat
cp
v
m
pk
4.
pk
pk
11.
v
sk
skn
12.
v
pb
5.
h
v
cp
v
sz
pv
sz
m
6
pk
8b
v
14.
v
v
15a
v
pk
15b
v
sn
7
cp
m
sz
v
8a
sn
16.
17.
sn
18.
v

Lith. Anst. v. Werner & Winter

19.

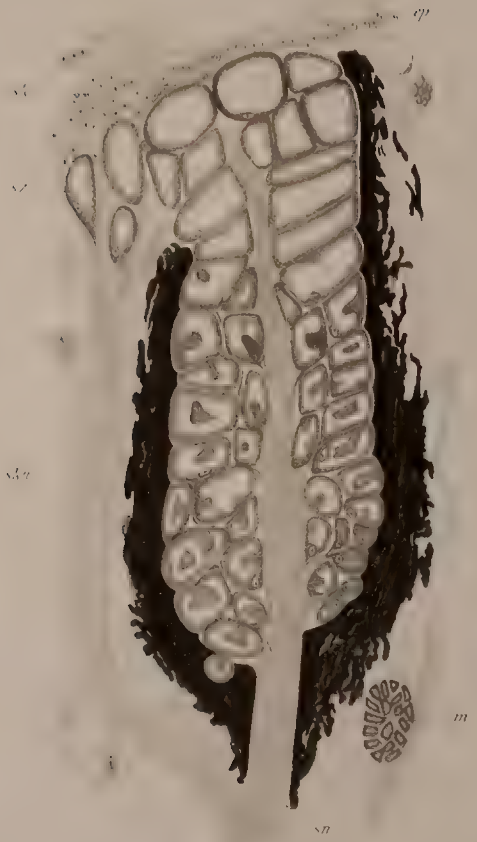


20.

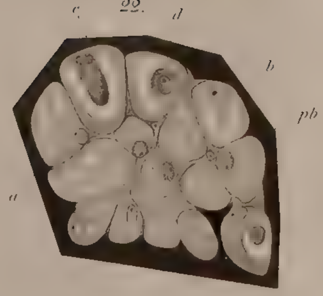


R. Heſse gez.

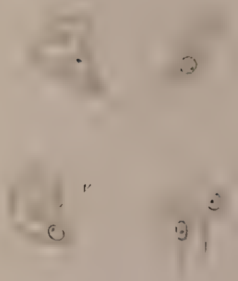
19.



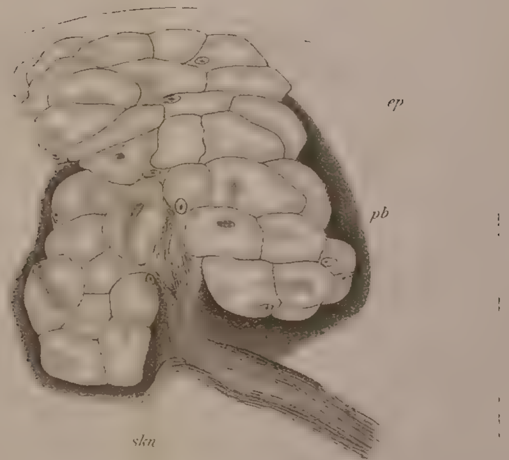
22.



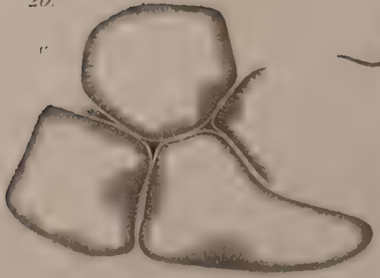
23.



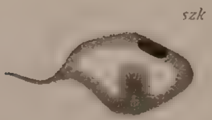
24.



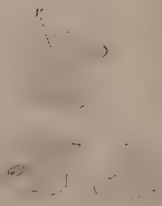
20.



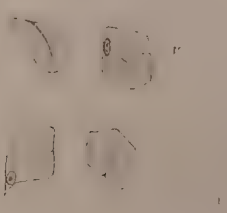
21.



25.



26.



156012

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsechzigster Band

Erstes Heft

Mit 5 Tafeln und 8 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1896.

Ausgegeben den 29. September 1896.

Inhalt.

Seite
Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Von C. Rengel. (Mit Taf. I.) 1
Die Eibildung bei Tubularia. Von Franz J. Th. Doflein. (Mit Taf. II.). 61
Pelagische Polychätenlarven. Zur Kenntnis des Neapler Frühjahr-Auftriebs. Von Valentin Häcker. (Mit Taf. III—V u. 8 Fig. im Text.) . . . 74

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Soeben erschien:

Im australischen Busch
und
an den Küsten des Korallenmeeres.
Reiseerlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers
in
Australien, Neu-Guinea und den Molukken
von
Richard Semon,
Professor in Jena.

Mit 85 Abbildungen und 4 Karten. gr. 8. geh. ℳ 15.—; geb. ℳ 16.50.

1126

15-4-57

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsechzigster Band

Zweites Heft

Mit 9 Tafeln und 14 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1896.

Ausgegeben den 24. November 1896.

Inhalt.

Seite
Beiträge zur Kenntnis des Stieles der Brachiopoden. Von Thorsten Ekman. (Mit Taf. VI—IX u. 6 Fig. im Text.) 169
Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Von Erich Jänichen. (Mit Taf. X—XI und 7 Fig. im Text.) 250
Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Von H. Rievel. (Mit Taf. XII—XIV und 1 Figur im Text.) 289

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Fratelli Drucker in **Padua** offerieren:

Berlese, A.,

Acari, Miriapodi e Scorpioni italiani,

Lieferung 1—77, 2 Ergänzungsbände und Index
(die ersten 53 Lief. nach den Familien in Bände zusammengelegt).

☞ Von diesem wertvollen, nur in 100 Exemplaren gedruckten und zum Teil vergriffenen Werk besitzen wir ein Exemplar soweit erschienen, welches mit den noch heuer erscheinenden 3 Schlusslieferungen (die wir auf Verlangen à Fcs. 4.— liefern) komplett wird.

bar Fcs. 160.—.

Desselben Werkes Band I (vergriffen)
Ladenpreis Fcs. 45.—. bar Fcs. 30.—.

Zeitschrift
für
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsechzigster Band

Drittes Heft

Mit 12 Tafeln und 20 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1896.

Ausgegeben den 31. December 1896.

Inhalt.

Seite

Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Von A. Goette. (Mit Taf. XV—XVII und 10 Figuren im Text.) . . 343

Zur Embryologie von Salpa runcinata-fusiformis. Von A. Korotneff. (Mit Taf. XVIII und XIX.) 395

Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. I. Theil. Furchung und Keimblätterbildung. Von Joh. Meisenheimer. (Mit Taf. XX—XXIII und 10 Figuren im Text.) 415

Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Von V. v. Ebner. (Mit Taf. XXIV—XXVI.) . . . 469

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Soeben erschien:

Untersuchungen
über
Bau, Kernteilung und Bewegung
der
Diatomeen
von
Robert Lauterborn.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.

Mit 10 Tafeln und 1 Figur im Text. gr. 4. ℳ 30.—.

137597

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsechzigster Band

Viertes Heft

Mit 8 Tafeln und 6 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1897.

Ausgegeben den 11. Mai 1897.

Inhalt.

Seite

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Von R. Hesse. (Mit Taf. XXVII—XXVIII u. 3 Fig. im Text.) 527

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Von R. Heymons. (Mit Tafel XXIX—XXX u. 3 Fig. im Text.) 583

Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Von J. Thiele. (Mit Taf. XXXI u. XXXII.) 632

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. III. Die Sehorgane der Hirudineen. Von R. Hesse. (Mit Taf. XXXIII u. XXXIV.) 671

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung	Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Soeben wurde vollständig:

GRUNDRISS
DER
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES MENSCHEN
UND DER
SÄUGETHIERE.

FÜR STUDIRENDE UND ÄRZTE
VON
DR. MED. OSCAR SCHULTZE
A. O. PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT WÜRZBURG.

BEARBEITET UNTER ZUGRUNDELEGUNG DER 2. AUFLAGE DES GRUNDRISSES DER ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON A. KOELLIKER.

MIT 391 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN.
gr. 8. geh. ℳ 11.—; geb. ℳ 13.50.

913

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6079